ISSN 0181-1584

CRYPTOGAMIE

MYCOLOGIE

TOME 3 Fascicule 2 1982

LABORATOIRE DE CRYPTOGAMIE
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
12 RUE DE BUFFON, 75005 PARIS



PUBLICATION TRIMESTRIELLE SUBVENTIONNÉE PAR LE CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

SOMMAIRE

Les manuscrits doivent être adressés à Madame M.F. ROQUEBERT, Laboratoire de Cryptogamie, 12 rue de Buffon, 75005 Paris.

CRYPTOGAMIE

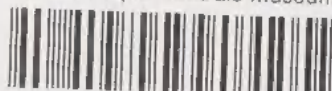
MYCOLOGIE

TOME 3 Fascicule 2 1982

Ancienne Revue de Mycologie. Dirigée par Roger HEIM

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION : Madame J. NICOT.
ADMINISTRATION : Mme LOCQUIN-LINARD M. et M. ZAMBETTAKIS Ch.
SECRÉTAIRE DE RÉDACTION : Mme M.F. ROQUEBERT. ÉDITEUR : A.D.A.C.





CRYPTOGAMIE MYCOLOGIE

CONTENTS

(Tome 3, Fasc. 2, 1982)

LES PRINCIPAUX TYPES D'ASCOCARPES : LEUR ORGANISATION ET LEUR ÉVOLUTION

Deuxième partie :

LES DISCOCARPES

par Marius CHADEFAUD*

RÉSUMÉ. — Morphologiquement, les discocarpes sont discopodiens (sensu CORNER), lenticulaires (sensu BELLEMERE) ou parathéciens (sensu LETROUIT-GALINOU).

Du point de vue ontogénique, en utilisant les notions de gynocarpe, de carpocentre et de parathécium, après les Discopodiens, on peut distinguer les Anté-parathéciens lenticulaires (Hypodermiens et Phacidiens), les Antéparathéciens non lenticulaires, enfin les Subparathéciens et les Parathéciens. Parmi ces derniers se placent : les Verrucariales (périthécioïdes) et les Lécanorales (à discocarpes typiques), qui sont lichénisants, puis les Pézizéens inoperculés, enfin les Ostropiens et les Pézizéens operculés, qui sont les plus évolués.

Ces catégories ont été le résultat d'une évolution polyphylétique et complexe, encore impossible à décrire avec précision. Toutefois, d'après leurs asques, on peut reconnaître deux des ensembles polyphylétiques probables, l'un centré sur les Hypodermiens (asques à sommet ogival, sans appareil apical) et l'autre sur les Pézizéens operculés (asques en principe à bouchon ou à anneau apical, et pouvant contenir un tractus apical : Léotiens, Ostropiens, Pézizéens operculés, et peut-être Pyrénomycètes ascothéciens.

SUMMARY. — Morphologically, the discocarps are discopodian (sensu CORNER), lenticular (sensu BELLEMERE) or parathecian (sensu LETROUIT-GALINOU).

From the ontogenical point of view, and with the ideas of gynocarp, carpocentrum and parathecium, after the Discopodians may be distinguished the Lenticular Ante-parathecians (Hypodermians and Phacidians), the Non-Lenticular Ante-parathecians, the Sub-parathecians and Parathecians. Within these are : the Verrucariales (perithecioid) and Lecanorales (typically discocarpoid), which are lichenizing, the Inoperculate Pezizeans, the Ostropians and the Operculate Pezizeans, which are the most evolved.

These categories result from a polyphyletic and complex evolution, which at present is impossible to describe exactly. However, after the asci, one may define two polyphyletic

* Laboratoire de Cryptogamie, Université Paris VI, 9 Quai St.-Bernard, 75005 Paris (France).
CRYPTOGAMIE, MYCOLOGIE *(Cryptog., Mycol.)* TOME 3 (1982).

systems, the first centred on the Hypodermians (asci with ogival apex, without apical apparatus), the other on the Operculate Pezizeans (asci fondamentally with an apical plug or ring, and the possibility of an apical tractus : Leotians, Ostropians, Operculate Pezizeans, and perhaps Ascothecian Pyrenomycetes).

I. – *DONNÉES PRÉLIMINAIRES*

A) STRUCTURE FONDAMENTALE ET ÉVOLUTION DES DISCOCARPES

Couramment appelés **apothécies**, les discocarpes sont les fructifications à asques des Discomycètes, lesquels forment un groupe complexe et polyphylétique. Ces fructifications sont largement ouvertes à maturité, sauf toutefois chez les Tubérales, où une évolution souterraine en a fait des «truffes» hypogées et pratiquement closes.

Classiquement, depuis BOUDIER (1907), on distingue les **Discomycètes operculés**, dont les asques s'ouvrent par le soulèvement d'un opercule apical, et les **Discomycètes inoperculés** chez lesquels ils s'ouvrent, du moins en principe, par un pore apical. Ce sont surtout ces derniers qui sont polyphylétiques.

En 1960, d'après la structure des discocarpes, nous avons distingué les «**Discostromiens**», dont la paroi dérive directement du gynocarpe et est stromatoïde, et les «**Discopodiens**», chez lesquels au contraire l'hyménium est porté par un **discopode** (terme créé par CORNER, 1930), dérivé du gynocarpe. D'autre part, dans ces deux ensembles, la structure des asques nous permettait de distinguer les divers ordres : ils sont en général du type **unituniqué-annellascé**, avec un anneau apical amyloïde (mais pas toujours différencié), bien plus rarement **bituniqués-nassascés** (ce qui est le cas, par exemple, du *Patellaria atrata*), ou encore **archaeascés** (*Pertusaria* et autres Lécanorales).

Dans tous les cas, les asques sont logés dans un **hyménium**, de sorte que les Discomycètes sont des **Ascohyméniaux** (cf. NANNFELDT, 1932). Dans celui-ci, ils sont mélangés à des filaments interascaux, qui peuvent être des **paraphysoïdes**, anastomosés ou non en un réseau, ou des **paraphyses**; uniquement des paraphysoïdes chez les espèces les moins évoluées; des paraphyses chez les plus évoluées; à la fois des paraphysoïdes et des paraphyses dans certains cas intermédiaires; rarement des **pseudo-paraphyses**.

Il se peut qu'aux premiers stades de l'évolution l'hyménium ainsi constitué ait été porté par le gynocarpe, extérieurement à celui-ci, comme l'est l'hyménium conidiogène des *Coryneum* sur le stroma générateur, avec ou sans **involucre péri-hyménial** l'entourant (fig. 1, A). Ce stade est peut-être encore celui des Lichens du g. *Nephroma*, ou du *Pseudoscypha abietis*, décrit par REID et PYROZINSKI (1966). Mais en général l'hyménium se forme au contraire dans une cavité du gynocarpe, plus exactement du carpocentre, qui ensuite s'ouvre largement pour le mettre à nu.

Cette cavité, ou **locule à asques**, possède en principe une **péri-locule**, composée d'un **plancher** et d'un **plafond**, qu'on retrouve dans le périthèce des Pyrénomycètes sous la forme d'un ménisque sous-hyménial et d'une cloche sus-hyméniale. S'il y a des paraphysoïdes, ils relient le plafond au plancher, mais ensuite se séparent de celui-ci en se rompant. Les paraphyses naissent du plancher, soit directement, soit par l'intermédiaire d'un **sous-hyménium**, porté par celui-ci. S'il y a des pseudo-paraphyses, elles proviennent du plafond et sont donc descendantes. Mais il y a de nombreuses variantes.

De la sorte, au stade le plus jeune, le discocarpe est **angiocarpe**, son contenu étant enfermé entre la base du gynocarpe et le plancher de la locule, d'une part, et d'autre part le toit du gynocarpe et le plafond de la locule (fig. 1, B). Mais il devient ensuite **gymnocarpe** par l'ouverture ou la disparition de l'ensemble toit-plafond.

Assez généralement (mais il y a des exceptions), chez les espèces les moins évoluées, cet ensemble est plus ou moins épais et coriace, et sa déhiscence souvent tardive. Elle se fait par dislocation en lambeaux, ou par une ou plusieurs fentes (souvent disposées en étoile s'il y en a plusieurs), ou par la formation d'un orifice central, qui ensuite s'agrandit. Chez les espèces plus évoluées, l'ensemble toit-plafond est plus mince; il peut se réduire à un voile (**velum**) fugace; il disparaît en se résorbant ou par assimilation à d'autres formations du discocarpe, par exemple au parathécium.

D'autre part, chez les espèces évoluées, l'hyménium s'entoure en général d'un **anneau ou manchon parathécioïde**, dont l'involucre péri-hyménial des formes primitives a pu être une préfiguration (?). Cet anneau peut naître des bords du sous-hyménium, mais cela n'est pas toujours très clair, et il se développe principalement vers le bas (direction basipète). Il peut être complété, ou remplacé, par un **parathécium** qui, en principe, naît de son bord supérieur, se développe vers le haut (direction acropète) et à maturité s'étale plus ou moins, à la façon des bords d'un bol ou d'une soucoupe. Manchon parathécioïde et parathécium peuvent être garnis, sur leur face interne, d'un **hyménium secondaire** (hyménium parathécial) qui s'ajoute aux bords de l'**hyménium primaire** (carpocentral), et sur leur face externe d'un **amphithécium**.

— Intérieurement, l'appareil parathécial entoure la **médulle** du discocarpe, dérivée du carpocentre mais plus ou moins accrue d'éléments d'origine parathéciale. Enfin, le discocarpe peut être porté par un **stipe**, développé en hauteur (fig. 1, C).

— Naturellement, il y a de nombreuses variantes. En les utilisant, on peut concevoir que l'évolution des discocarpes a comporté les stades suivants (fig. 2) :

- **Stade discopodien** : discocarpe développé en hauteur, de façon à constituer un discopode (cf. CORNER, 1930), dont le sommet renflé en tête porte l'hyménium : g. *Geoglossum* et al., *Baeomyces* et al., *Cladonia*, etc.

- **Stade anté-parathécien lenticulaire** : discocarpe développé en diamètre par sa marge, de façon à prendre la forme d'une lentille, contenant une ou

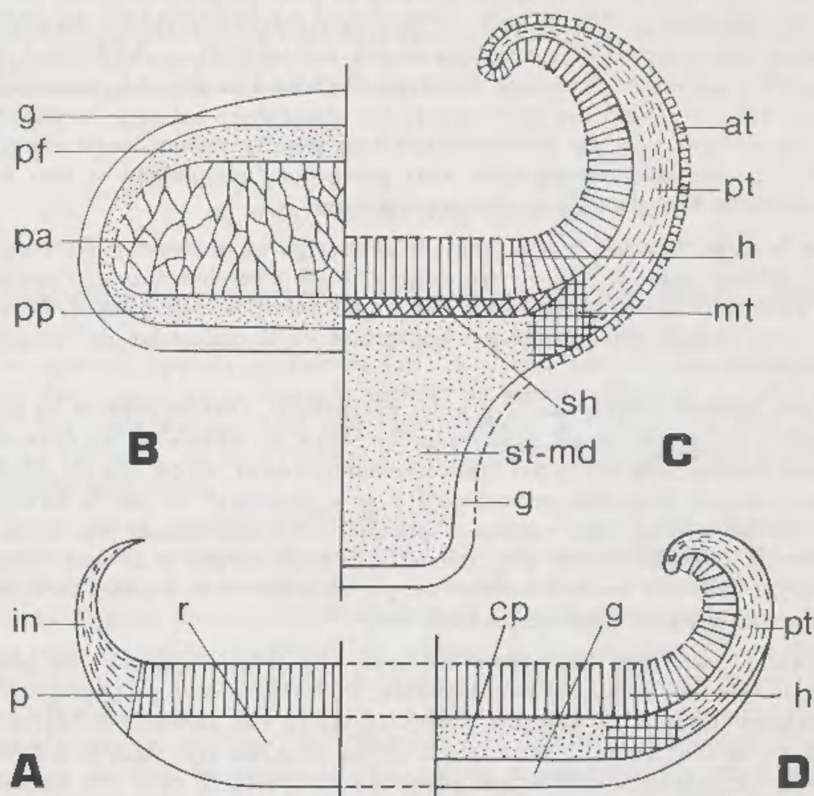


Fig. 1. — Schémas : A, pachy-acervule du *Coryneum kunzei*; B et C, discocarpe (= apothécie) du type parathécien; D, comparaison du discocarpe au pachy-acervule. Pour le pachy-acervule : r, réceptacle; in, involucre; p, palissade hyménioïde, contenant les filaments conidiogènes. Pour le discocarpe : g, gynocarpe; pf et pp, plafond et plancher de la périlocule; pa, paraphysoïdes; st-md, stipe et médulle du carpocentre cp; sh, sous-hyménium; h, hyménium (paraphyses); mt, manchon parathécioïde; pt, parathécium; at, amphithécium.

plusieurs locules à asques.

a) lenticulaires **Hypodermiens** (= les Hypodermales);
b) lenticulaires **Phacidiens** (= les Phacidiales *l. s.*).

- **Stades anté-parathéciens non lenticulaires**

a) Lichens des g. *Opegrapha, Graphis* et al.;
b) Lichens du g. *Pertusaria* et al.;
c) Non lichénisants : g. *Heterosphaeria, Bulgaria, Durella* (déjà sub-parathécien), etc.

- **Stades sub-parathéciens et parathéciens** ayant un manchon parathécioïde

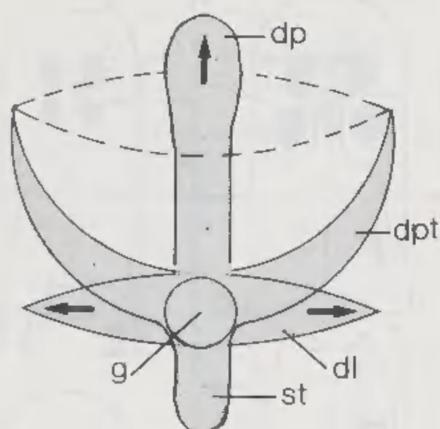


Fig. 2. — Types fondamentaux de discocarpes (schémas) : g, gynocarpe; **dp**, discocarpe discopodien; dl, discocarpe lenticulaire; **dpt**, discocarpe parathécien; st, stipe.

bien développé, complété ou non par un parathécium. D'après les types d'asques :

a) Lichens **archaeascés ou bituniqués-nassascés** : **Verrucariales** (périthécioïdes) et **Lécanorales** (à discocarpes typiques);

b) Non lichénisants **unituniqués-annellascés**, à anneaux amyloïdes (parfois nuls) et asques sans tractus apical : **Pézizéens inoperculés**;

c) Non lichénisants **unituniqués** à bouchon apical et tractus apical : **Ostropiens** (+ peut-être Lichens du g. *Thelotrema*);

d) Non lichénisants **unituniqués** à tractus apical et operculés : **Pézizéens operculés** (près des Ostropiens et des Pézizéens operculés pouvant se situer les **Pyrénomycètes ascothéciens**, qui peuvent aussi avoir un tractus apical, mais qui ont des anneaux amyloïdes ou chitinoïdes - cf. fig. 19).

B) LES ASQUES DES DISCOMYCETES

Dans ces divers groupes, on trouve des asques de types divers, pour lesquels on peut admettre comme possible l'évolution schématique suivante (voir fig. 3) (voir CHADEFAUD, 1942, 1960, 1973) :

1 - ancestralement, pas d'appareil apical distinct. Asques à sommet ogival (fig. A : *Cudonia* et al., Hypodermien) ou plus ou moins arrondi;

2 - ensuite, type archaeascé primitif, avec sommet plus ou moins arrondi contenant un dôme apical et un petit pendentif en forme de tore (fig. B : *Baeomyces*, *Sarcoscypha* et al.);

3 - type à pendentif hypertrophié, transformé en un gros bouchon apical (fig. C : Ostropiens et al.);

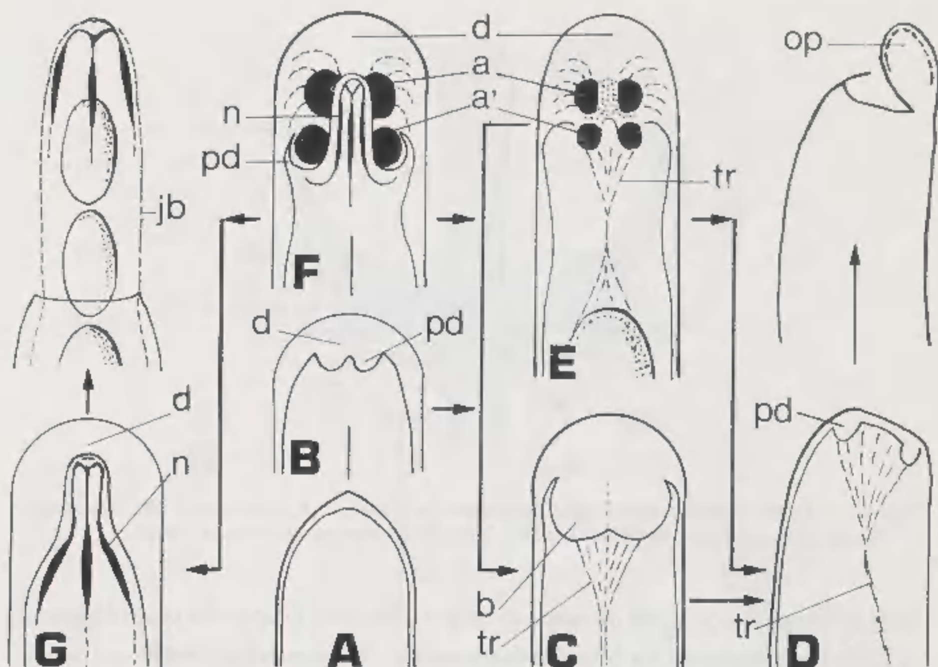


Fig. 3. — Évolution possible des asques (schémas) : A, type archaeascé sans appareil apical et à sommet ogival (*Cudonia*, Hypodermales); B, type à dôme apical (d) et pendentif encore peu développé (pd) (*Baeomyces*, *Leotia*, etc.); C, type à pendentif hypertrophié, formant un bouchon apical (b) avec tractus apical (tr) (Ostropiens); D, type operculé, à pendentif (pd) en forme d'anneau mince, entourant la face interne de l'opercule (op); tr : tractus (Operculés, sauf *Sarcoscypha* et al., dont le pendentif est encore du type B); E, type à anneaux apicaux (a et a') sans nasse; tr : tractus; F, type à anneaux apicaux (a et a') et à nasse apicale (n) (cf. *Pertusaria*, mais ceux-ci n'ont ni le pendentif (pd), ni l'anneau (a') du type; G, type bituniqué-nassascé, avec une nasse (n), mais sans pendentif ni anneau, et à «Jack-in-box» (jb); d : dôme apical (d'autres schémas sont possibles : voir le texte).

4 - type à pendentif au contraire réduit à un mince anneau largement ouvert (fig. D : Méta-parathéciens operculés, sauf les *Sarcoscypha* et al.); le pendentif en anneau encercle intérieurement l'opercule;

5 - types à pendentif et dôme contenant des anneaux apicaux amyloïdes (fig. E : Méta-parathéciens inoperculés);

6 - idem, mais en plus une nasse apicale (fig. F; cf. les *Pertusaria*). Ce type est bituniqué (exo- et endoascus séparés à maturité, au moins au sommet) avec exoascus plus ou moins nettement bivalve (déhiscence par séparation des valves). Chez les *Pertusaria*, il ne comporte pas de pendentif : n'existe donc que l'anneau du dôme apical, ce qui, avec la nasse, conduit au type bituniqué-nassascé, qui suit, mais qui n'a pas d'anneaux du tout. D'autre part, ayant à la fois anneau

ERRATUM

A la suite d'une erreur d'impression, la page 55 manquait dans le fascicule précédent (Tome 3, fascicule 1).

MAYNE R.Y., 1956 — Lipolytic microorganisms associated with prune and deteriorated cottonseed. *Appl. Microbiol.* 4 : 263-269.

MOREAU C., 1970 — Les moisissures des farines panifiables. *Ann. Nutr. Alim.* 24 : 117-127.

MOREAU C., 1973 — L'*Absidia corymbifera* (Cohn) Sacc. et Trott., cause possible d'accidents chez des poules pondeuses. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 89 : 73-78.

MOREAU C., 1974 — Moisissures toxiques dans l'alimentation. 2e éd. Masson édit. 471 p.

MOREAU C., 1976 — Variation de la pollution fongique des arachides et de leurs tourteaux de la récolte à la consommation. *Rev. de Mycol.* 40 : 97-115.

MOREAU C., 1982 — Les mycotoxines neurotropes de l'*Aspergillus fumigatus* (sous presse).

MOREAU C., MOREAU M. et PELHATE J., 1964 — Choix de milieux de culture sélectifs pour l'analyse des mycoflores osmophiles. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 80 : 234-246.

MORQUER R., REDON P. et ROQUEBERT-HUBERT M.F., 1971 — Action de quelques champignons toxiques des fourrages sur le métabolisme des animaux. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 87 : 101-120.

RUSSEL T.E., VON BRETZEL P. et EASLEY J., 1981 — Harvesting method effects on aflatoxin levels in Arizona cottonseed. *Phytopathology* 71 : 359-362.

SEKUL A.A., DOLLEAR F.G. et CODIFER L.P., 1977 — Occurrence of aflatoxin B2A in cottonseed meal. *J. Agric. Food Chem.* 25 : 1314-1316.

SIMPSON M.E., MARSH P.B., MEROLA G.V., FERRETI R.J. et FILSINGER E.C., 1973 — Fungi that infect cottonseeds before harvest. *Appl. Microbiol.* 26 : 608-613.

VELASCO J., WHITAKER T.B. et WHITTEN M.E., 1975 — Sampling cottonseed lots for aflatoxin contamination. *J. Amer. Oil Chem. Soc.* 52 : 191-195.

et nasse, il est archaeascé (voir plus loin) et le caractère bivalve de l'exoascus semble être un caractère primitif (voir plus loin);

7 - une nasse apicale, sans anneau; structure bituniquée et déhiscence par «jack-in-box» (fig. G : quelques Discomycètes parathéciens, surtout parmi les Discolichens). Ce type est celui des Pyrénomycètes bituniqués-nassascés (= Dothidéens) et on vient de voir qu'il pourrait être dérivé de celui des *Pertusaria*, qui toutefois ont (encore) un anneau.

Les types **A**, **B**, **C**, **D** et **E** sont **unituniqués**; les types **F** et **G** au contraire **bituniqués**. D'autre part, aussi bien parmi les unituniqués (*Baeomyces*) que parmi les bituniqués (*Pertusaria*) existent des espèces à **exoascus bivalve**, ce qui peut être, dans l'un et l'autre groupe, un caractère primitif, disparu chez les espèces plus évoluées.

La nasse apicale des Nassascés (pas toujours distincte) paraît se différencier dans le plasmalemme du sommet de l'épiplasme. Elle est formée de baguettes longitudinales, anastomosées au sommet et amincies et ramifiées vers le bas, où leurs rameaux s'anastomosent eux aussi. En électronique, il semble qu'en réalité chacun corresponde à un sillon du plasmalemme.

Dans les types sans nasse **B**, **C**, **D** et **E**, on trouve chez diverses espèces un tractus apical, qui lui aussi dépend du plasmalemme (cf. fig. 19).

Il semble que la nasse et le tractus puissent l'un et l'autre caractériser un groupe phylétique. Pour le tractus, ce groupe comprendrait des espèces des types **B** *(Leotia)*, **C** (Ostropiens), **D** (Operculés) et **E** (Unituniqués annellascés), ainsi que des Pyrénomycètes ascothéciens (sauf les Nectriales?) (cf. fig. 23).

Enfin, on pourrait imaginer une évolution différente de celle que schématise la fig. 3, dans lequel le type **F** des *Pertusaria*, à la fois bivalve, bituniqué, nassascé et annellascé, conduirait d'une part aux Bituniqués-Nassascés (type **G**), par perte de l'anneau et du caractère bivalve, et d'autre part au type **E**, par perte de la nasse, également du caractère bivalve et par acquisition d'un pendentif avec tractus apical. Ensuite, les autres types dériveraient de **E** (cf. CHADEFAUD, LETROUIT-GALINOU et FAVRE, 1963).

Quoi qu'il en soit, on verra plus loin qu'on peut trouver associés à chacun des types de discopodes, des asques de plusieurs types. Il y a par exemple des Parathéciens, les uns bituniqués-nassascés, peu nombreux (*Patellaria*, etc..), les autres au contraire unituniqués. Cela peut témoigner, soit d'un certain polyphylétisme dans chaque type, soit d'une évolution particulière des asques dans chacun d'eux.

Quant aux asques des Discolichens, ils apparaissent appartenir aux types «archaeascés», c'est-à-dire avoir évolué de diverses façons, mais en ne réalisant que sous une forme imparfaite les types décrits plus haut. Cela peut indiquer un certain archaïsme des Champignons de ces Lichens (cf. CHADEFAUD, LETROUIT-GALINOU et JANEX-FAVRE, 1967).

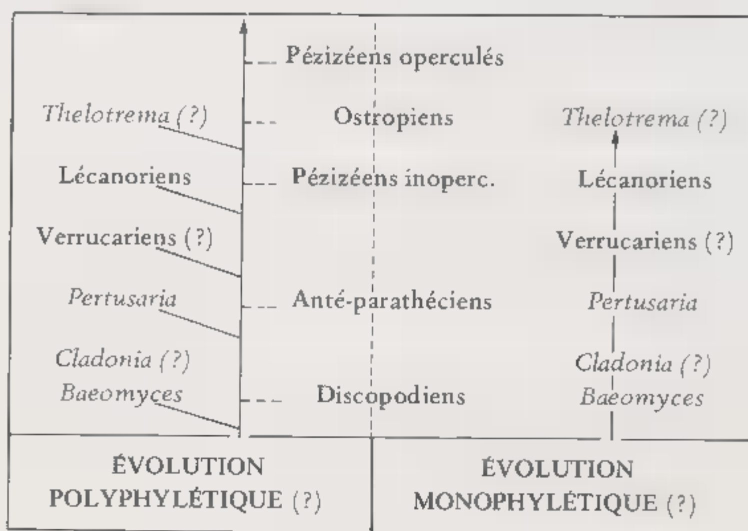
C) LE CAS DES LICHENS

Dans ce qui suit, ils ne seront pas traités séparément des espèces non lichénisantes. On peut en effet les rattacher aux divers groupes non lichénisants, ou du moins les en rapprocher. Ainsi :

- au type discopodien se rattachent les *Baeomyces*, les *Cladonia* et leurs al.;
- des anté-parathéciens paraissent proches les Discolichens Opégraphiens : *Opegrapha* et *Roccella* et Graphidiens : *Graphis* et al.;
- aux parathéciens appartiennent les Discolichens Lécanoriens (Lécanorales et al.), dont on peut rapprocher les Verrucariens (*Verrucaria* et al.) généralement rangés parmi les Pyrénolichens;
- il est possible que les Lichens du g. *Thelotrema* soient assez proches des anté-parathéciens Ostropiens (Ostropales).

Ces correspondances peuvent être interprétées selon deux hypothèses, savoir :

1. Une hypothèse **monophylétique** : les Champignons de tous les Lichens seraient dérivés d'une souche unique, probablement très proche de celle des Ascomycètes non lichénisants (CHADEFAUD, LETROUIT-GALINOU et JANEX-FAVRE, 1967). S'il en est ainsi, la méga-mutation qui a provoqué la lichénisation se serait produite à ce niveau encore très peu évolué, et une seule fois, mais on doit remarquer qu'elle a au contraire eu lieu plusieurs fois, puisqu'elle a frappé non seulement des Ascomycètes, mais aussi quelques Basidiomycètes (tels que les *Cora*). Si, dans le domaine des Ascomycètes, elle s'est produite une seule fois, les espèces lichénisantes qui en ont résulté ont ensuite évolué parallèlement aux non lichénisantes;



Disco-Lichens : évolution poly- ou monophylétique

2. Une hypothèse **polyphylétique**, selon laquelle cette méga-mutation s'est au contraire produite plusieurs fois, et pour chaque groupe lichénisant à partir du groupe non lichénisant auquel il est apparenté (cf. tableau).

On pourrait aussi supposer qu'à partir de la souche des Ascomycètes ont évolué séparément, d'une part divers phylums non lichénisants, et d'autre part, d'une façon analogue, donc parallèlement, les divers phylums lichénisants.

Quoi qu'il en soit, on retrouve chez les Discolichens les mêmes types de discocarpes que chez les Discomycètes non lichénisants, ou des types analogues.

II. – LES DISCOCARPES DISCOPODIENS

Par le jeu d'une croissance principalement en hauteur, ces discocarpes sont des discopodes (cf. CORNER, 1930), composés d'un stipe, parfois très court, et d'une tête plus ou moins renflée, globuleuse ou en massue, le tout enveloppé par un velum gynocarpique, généralement très mince et fugace, parfois nul (fig. 4, 5 et 6).

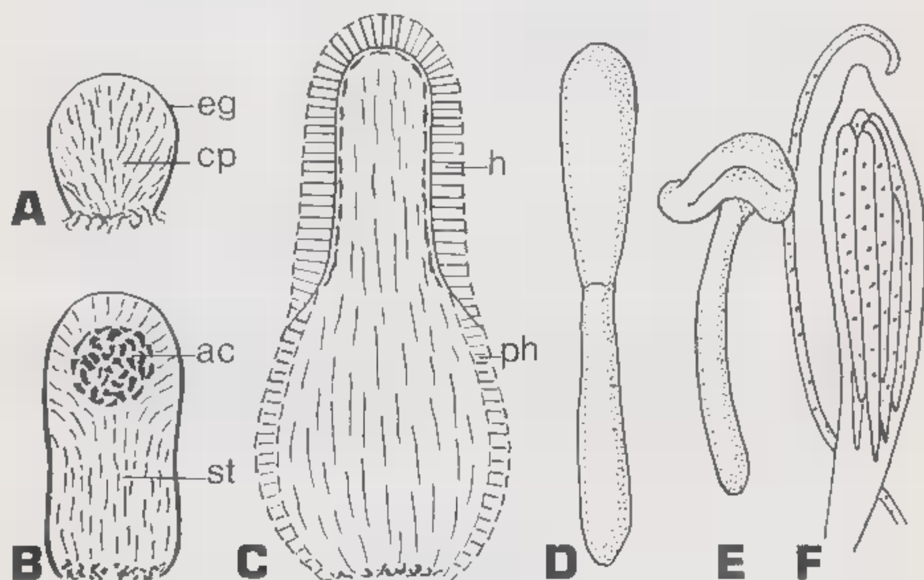


Fig. 4. — Géoglossales : le *Microglossum viride* (d'après CORNER) et les *Cudonia*. A. Ébauche du discocarpe du *Microglossum viride* : enveloppe gynocarpique eg (velum) et carpocentre cp ; B. Ébauche plus âgée : st, stipe; ac, appareil ascogonial; C. Stade encore plus âgé : ph, péri-hyménium; h, hyménium; D. Discocarpe adulte, avec stipe et tête hyménifère; E. *Cudonia confusa* adulte; F. Asque et paraphyse de *Cudonia circinans* (original).

La tête porte l'hyménium, composé d'asques et de paraphyses, et souvent entouré d'un péri-hyménium qui, formé de filaments différents, est sans doute comparable d'une part à l'involucre péri-hyménial des *Coryneum* et du discocarpe primitif hypothétique (fig. 1, A), d'autre part peut-être aussi au manchon parathécioïde des Discomycètes évolués.

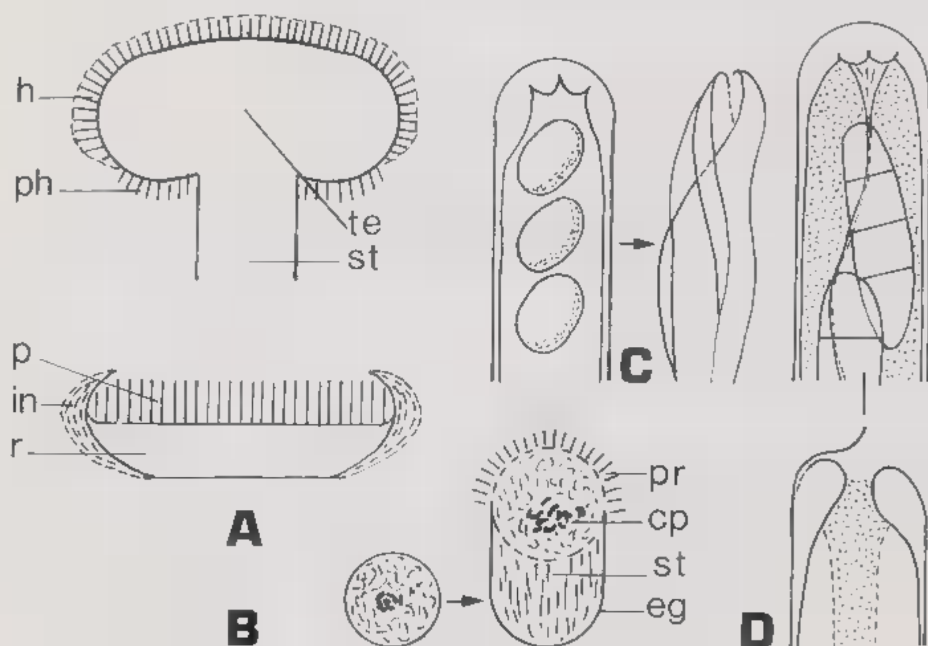


Fig. 5. — *Baeomyces* et *Leotia*. A. Discopode adulte d'un *Baeomyces*, comparé au pachyacervule des *Coryneum*. r, réceptacle du *Coryneum*; st, stipe; te, tête du *Baeomyces*; in, involucre du *Coryneum*; ph, périhyménium du *Baeomyces*; p, palissade hyménioïde du *Coryneum* et h, hyménium du *Baeomyces*. B, Discopodes très jeunes du *Baeomyces roseus*; eg, enveloppe gynocarpique; cp, carpocentre; st, stipe; pr, pro-paraphyses. C, Asque d'un *Baeomyces*, avec ébauche de pendentif, exoascus et déhiscence bivalves (cf. fig. 3, B). D. Asque du *Leotia lubrica*, avec pendentif, tractus apical et déhiscence semi-operculée.

Toutefois, l'homologie avec un tel manchon n'est pas certaine, et cela confère aux Discopodiens un caractère archaïque, qui se retrouve à propos des asques. Ceux-ci sont de divers types, ce qui indique que les Discopodiens, ou bien sont polyphylétiques, ou bien ont été diversifiés par le jeu d'une évolution secondaire interne.

Ainsi (cf. fig. 3) : les *Cudonia* sont des archaeascés (**A**), les *Baeomyces* des archaeascés (**B**), avec en outre un exoascus et une déhiscence bivalves, ce qui est

un caractère archaïque, mais les *Nephroma* sont bituniqués-nassascés (**G**), les *Cladonia* ont un bouchon apical dans lequel se différencie un anneau amyloïde, et les *Leotia* à la fois un bouchon (sans anneau), un tractus et une déhiscence sub-operculée qui indique un stade avancé de l'évolution (fig. 5, D).

Les discocarpes discopodiens caractérisent les Géoglossales et les Léotiales, non lichénisantes, et les Lichens discopodiens des g. *Baeomyces, Cladonia* et al. On doit peut-être en rapprocher les *Nephroma*, dont les ascocarpes semblent être d'un type très archaïque (cf. fig. 4 et 5).

A. ***Géoglossales*** (fig. 4) : g. *Geoglossum*, *Microglossum*, *Spathularia*, *Mitrula*, *Cudonia*, etc. Tête le plus souvent en massue; péri-hyménium sur le haut ou la totalité du stipe, ou nul; velum fugace ou nul; évolution des asques depuis le type **A** (*Cudonia*, v. fig. 3, A) jusqu'au type **E** (*Microglossum lutescens* : CHADEFAUD, 1960). Le péri-hyménium confère au stipe une structure cladomoïde, c'est-à-dire analogue à celle des cladomes multi-axiaux des Algues (cf. CHADEFAUD, 1960 et 1975) : un faisceau de filaments axiaux (= le stipe) revêtu de pleuridies (= les éléments du péri-hyménium; fig. 4, C).

B. ***Baeomyces*** et al. (fig. 5). Lichens; discopodes beaucoup plus petits que ceux des Géoglossales (quelques millimètres). Tête aplatie, sur laquelle la formation de l'hyménium est précédée par le développement de pro-paraphyses (fugaces). Sous les bords de la tête, autour du stipe, péri-hyménium, composé de filaments distincts des paraphyses. Stipe nu, sans revêtement; il est très court et demeure enterré chez les *Icmadophila*. S'il n'existait pas, le discopode aurait à peu près l'organisation du discocarpe (hypothétique) primitif, donc du pachy-acervule des *Coryneum* (fig. 5, A) (cf. LETROUIT-GALINOU, 1966).

Asques du type archéascé (fig. 3, B) à exoascus et déhiscence bivalves (caractère archaïque; fig. 5, C). Selon LE GAL (1946) ceux du *Baeomyces roseus* sont semi-operculés, comme ceux des *Leotia*, et les discopodes de cette espèce seraient ceux du *Leotia batailleana*.

C. ***Cladonia*** et ***Cladina*** (fig. 6). Lichens à discopodes, plus grands que ceux des *Baeomyces*, composés d'un podétion parfois simple, plus souvent ramifié, avec une tête fertile sur chacune de ses extrémités. Têtes analogues à celle des *Baeomyces*, avec également un péri-hyménium sous leur bord. Podétion constitué par un stipe, simple ou ramifié, dont la structure est cladomoïde, comme chez les Géoglossales, avec axe formé de filaments axiaux et revêtement pleuridien, mais l'axe se creuse d'une cavité axiale (chez les *Cladonia*, non les *Cladina*); il est séparé du revêtement par une couche chondroïde, et ce revêtement est compact, du fait de la coalescence de ses composants (cf. LETROUIT-GALINOU, 1966).

Le podétion se développe, sur le thalle, à partir d'un pinceau d'hyphes (fig. 6, B). Les asques, plus évolués que ceux des *Baeomyces*, ont à la fois un bouchon apical et un anneau amyloïde, celui-ci différencié dans le bouchon (id., C). Leur déhiscence est apicale, plus ou moins sub-operculée, avec extension d'un tube, développé à partir du bouchon (id, D).

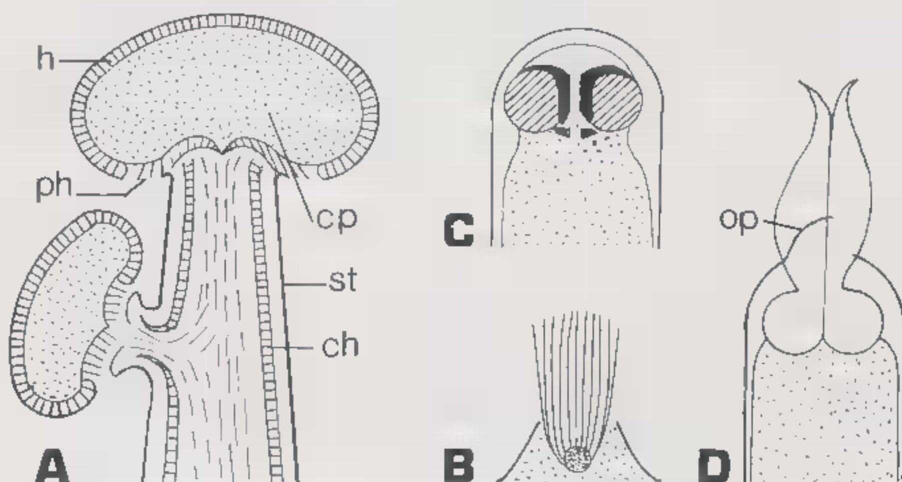


Fig. 6. — *Cladonia*. A. Sommet ramifié d'un podétion, avec son stipe (st) contenant une couche chondroïde (ch) et deux discocarpes (apothécies), chacun avec son carpocentre (cp), son hyménium (h) et son péri-hyménium (ph). B. Première ébauche d'un podétion, formée d'un pinceau d'hyphes. C. Sommet d'un asque, avec son appareil apical, comportant un bouchon apical, dans lequel est différencié un anneau amyloïde (en noir). D. Déhiscence d'un asque, avec soulèvement d'un opercule (op) et extrusion d'un tube.

Ces Lichens ont été souvent rapprochés des Lécanorales du g. *Lecidea*, d'après l'aspect des têtes fertiles, mais celles-ci ne sont pas des discocarpes parathéciens, comparables à ceux des *Lecidea* : elles sont réduites à un sous-hyménium, portant l'hyménium; il n'y a ni plafond périloculaire, ni paraphysoïdes, ni véritable appareil parathécial. D'autre part, on notera qu'ils possèdent à la fois, sur leur stipe (= podétion) le revêtement des Géoglossales, et sous les bords de leur tête le péri-hyménium des *Baeomyces*, de sorte qu'on ne peut sans doute pas homologuer ce revêtement à ce péri-hyménium. Enfin, si leurs asques sont parfois sub-operculés, cela les rapproche des *Leotia*.

D. ***Leotia*** (fig. 5, D). Discopodes, un peu plus grands que ceux des *Baeomyces*, mais semblablement constitués. Ils rappellent aussi ceux de certaines Géoglossales, par ex. les *Cudonia* (fig. 4, E), mais ils ont des asques bien plus évolués : unituniqués à bouchon apical, avec tractus apical et déhiscence sub-operculée (CHADEFAUD, 1944), celle-ci déjà parfois observable chez les *Cladonia*. Leurs asques annoncent donc ceux des Discomycètes les plus évolués : Ostropiens et Pézizéens operculés. Les *Leotia* pourraient donc peut-être être situés près de la base du phylum qui a conduit à ceux-ci.

Sont aussi des Discopodiens les *Vibrissea* et *Roesleria*, non lichénisants, et les *Calicium*, lichénisants.

III. – LES DISCOCARPES ANTÉ-PARATHÉCIENS LENTICULAIRES :

Phacidiens et Hypodermiens + Opégraphiens

Du fait d'une croissance essentiellement en largeur, et assurée par une zone de croissance marginale, ces discocarpes ont en principe une forme **lenticulaire*** (BELLEMERE, 1968, et cf. fig. 2). Plus complexes que ceux du type discopodien, ils sont cependant encore assez directement comparables aux pachy-acervules des *Coryneum*, et donc encore archaïques, ce que confirme d'ailleurs le caractère de leurs asques, du moins dans le type hypodermien.

Typiquement, un discocarpe lenticulaire comprend (fig. 7, A) et cf. BELLEMERE, *l. cit.*) : 1. un gynocarpe lenticulaire, généralement épais et stromatoïde, s'accroissant en diamètre par sa marge; 2. dans ce gynocarpe, un carpocentre qui lui aussi s'accroît en diamètre par sa marge, en même temps que le gynocarpe, et aux dépens de celui-ci; 3. dans ce carpocentre, une locule à asques aplatie, comprise entre le plancher et le plafond d'une périlocule. Cette locule est d'abord remplie de paraphysoïdes, anastomosés en un réseau; ensuite le plancher, ou une couche paraphysogène portée par celui-ci, engendre une palissade de paraphyses, qui s'ajoutent aux paraphysoïdes ou les remplacent. Elles forment l'hyménium, dans lequel se développent les asques, produits par l'appareil ascogonial, inclus dans le plancher ou le sous-hyménium.

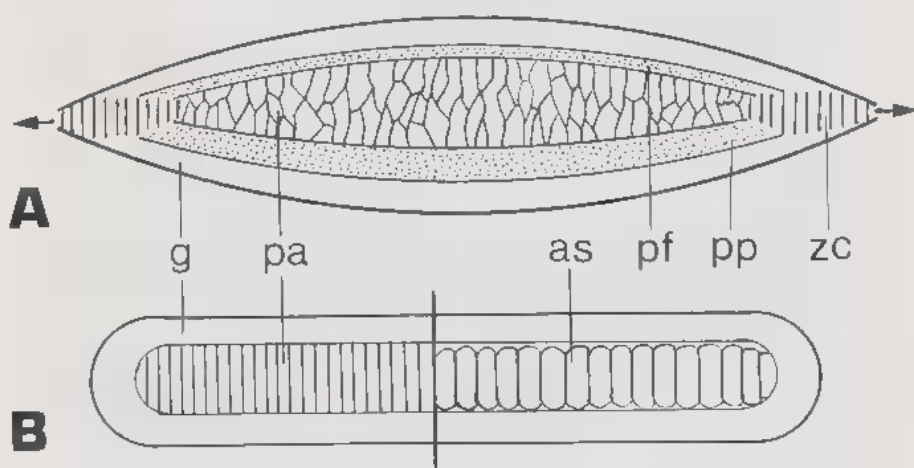


Fig. 7. – Anté-parathéciens lenticulaires : schémas (A) et comparaison avec les *Dothiora* (B). g, gynocarpe avec son cortex; pf et pp, plafond et plancher de la périlocule (= de la partie externe du carpocentre); pa, paraphysoïdes, dans la locule du carpocentre; zc, zone de croissance en diamètre; as, asques.

* terme à ne pas confondre avec celui de «lenticulés», qui concerne certains des Discomycètes Parathéciens.

Comme le gynocarpe et le carpocentre, la locule s'accroît en diamètre par sa marge. En raison de sa croissance marginale, les parties les plus anciennes de l'hyménium sont au centre. A maturité, le tectum gynocarpique et le plafond du carpocentre s'ouvrent largement, ce qui met l'hyménium à nu.

Le gynocarpe forme le «conceptacle» du discocarpe (BELLEMERE, 1968). Comme il est stromatoïde, on le qualifie généralement de «stroma», les discocarpes sont dits «endostromiens». D'autre part, l'ensemble du carpocentre et de l'hyménium rappelle la structure des *Dothiora* (fig. 7, B), qui elle-même rappelle celle des *Coryneum* (fig. 1, A).

D'après les asques, on doit distinguer les Lenticulaires **Hypodermiens** et les Lenticulaires **Phacidiens**, après lesquels nous étudierons les Lichens **Opégraphiens**, qui n'ont pas atteint un niveau plus élevé de l'évolution.

A) LENTICULAIRES HYPODERMIENS

Ce sont les Hypodermales : g. *Rhytisma, Colpoma (= Clithris), Hypoderma, Lophium, Coccomyces*, etc. caractérisés par des asques du type archaïque **A** (fig. 3) à sommet ogival, pointu, souvent mucroné, dépourvu d'appareil apical distinct, et des ascospores allongées, fusiformes ou filamenteuses (fig. 8, A).

a) Les *Rhytisma* (fig. 8, B) sont probablement les moins évolués. Chez le *R. acerinum*, des feuilles des Érables, bien étudié par JONES (1925), puis BELLEMERE (1968) et RODRIGO-ALVERO (1963, *in lit.*), le gynocarpe stromatoïde est sous-cuticulaire, noir, rond et très plat; il atteint un ou deux centimètres; il porte d'abord des acervules sous-cuticulaires, générateurs de micro-conidies (= spermaties?); ensuite, il s'épaissit et il s'y forme des carpocentres, disposés en un cycle et allongés radialement (ils sont au contraire disposés irrégulièrement chez le *R. salicinum*).

Selon JONES (1925) chaque carpocentre est porté par une palissade (fig. 9, A), que nous croyons comparable à la palissade gynocarpique des Pyrénomycètes les moins évolués (*Dothiora*, etc. fig. 9, B), mais qui ensuite disparaît. Sur cette palissade, il se compose d'un réseau paraphysoïde, compris entre le plancher et le plafond d'une formation périloculaire (peu nette) auxquels il est fixé. Ensuite, selon RODRIGO-ALVERO, ce réseau donne directement les filaments interascaux, qui sont donc des paraphysoïdes, mais selon JONES puis BELLEMERE, il s'y ajoute des paraphyses vraies, qui le remplacent. De chaque carpocentre dérive ainsi une loge à asques garnie d'un hyménium, autour duquel, selon BELLEMERE, se différencie un rudiment d'appareil paraphysoïde, qui nous semble plutôt comparable à la zone périhyméniale des *Baeomyces* et des **Géoglossiens**. Du plafond de cette loge pendent de très courts «filaments descendants» qui sont peut-être des pseudo-paraphyses, peut-être plutôt des vestiges de la partie sommitale du réseau paraphysoïde (fig. 8, B). A maturité chaque loge s'ouvre par une fente, qui ensuite s'élargit.

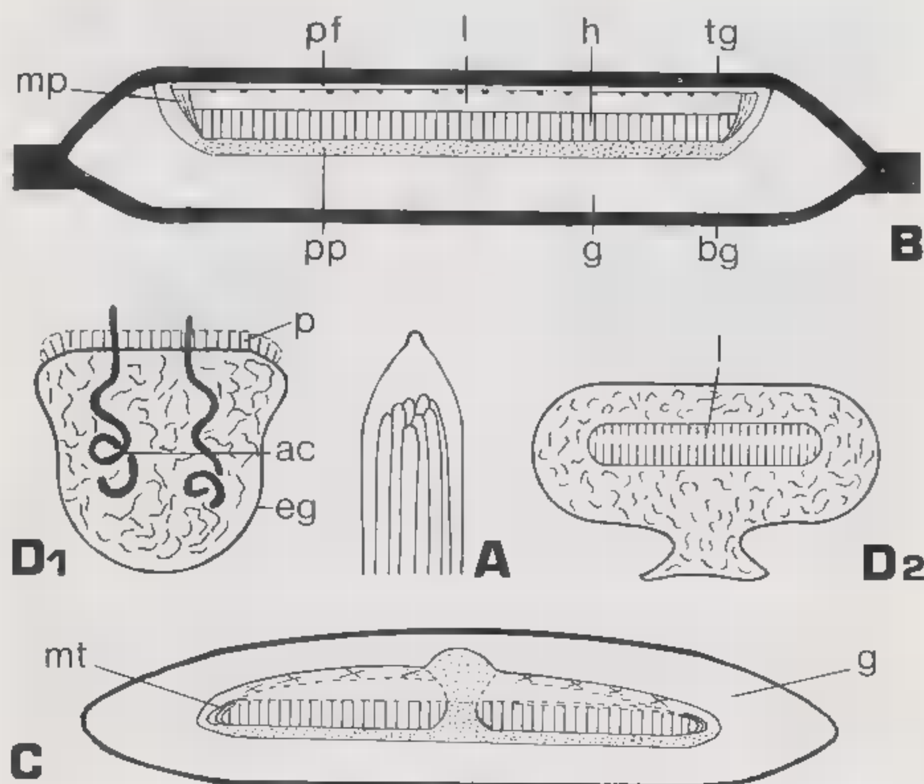


Fig. 8. — Anté-parathéciens lenticulaires Hypodermiens. A. asque (cf. fig. 3, A). B. *Rhytisma acerinum* : secteur du gynocarpe avec carpocentre; g, gynocarpe (avec son cortex, en noir), son tectum (tg) et sa base (bg), celle-ci d'abord palissadique; pf et pp, plafond et plancher de la périlocule (plafond peu net : plancher = palissade gynocarpique fugace); l, locule, avec hyménium (h); mp, ébauche d'un manchon parathécial (ou involucre péri-hyménial?). C. *Colpoma (= Clithris)*. Au centre de la locule, pilier (fugace) formé en partie par le plancher et en partie par le plafond de la périlocule. g, gynocarpe; mt, manchon parathécioïde. D1 et D2. *Coccomyces hiemalis* (selon HIGGINS) : stades jeune et adulte. p, palissade conidiogène; ac, ascogones; l, locule (encore non déhiscente); eg, enveloppe gynocarpique.

L'existence d'une palissade, même transitoire, sous le carpocentre, indique que le gynocarpe a dû être ancestralement palissadique, comme celui des *Dothiora*, et de nombreux Pyrénomycètes, et qu'il a dû perdre la structure palissadique, sauf sous le carpocentre, au cours de son évolution (fig. 9). Si cela est exact, ce serait une preuve de l'archaïsme des *Rhytisma*, et sans doute de l'ensemble des Hypodermiens.

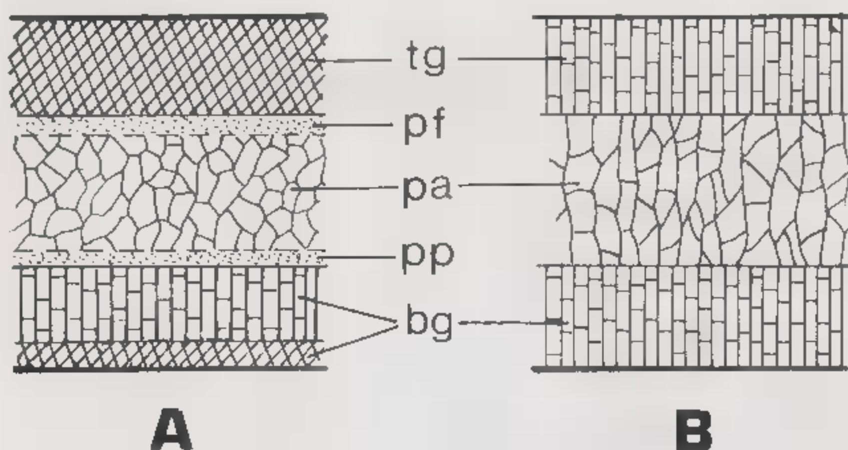


Fig. 9. — **Anté-parathéciens lenticulaires** (suite) : comparaison des *Rhytisma* (A) avec les *Dothiora* (B). Pour ceux-ci, voir fig. 7. tg et bg, tectum et base du gynocarpe; pf et pp, plafond et plancher périloculaires; pa, paraphysoïdes dans la locule du carpocentre.

b) Les **autres Hypodermales** ont évolué à peu près comme les Pyrénomycètes du type astérinien, de sorte que leurs gynocarpes ne contiennent qu'un seul carpocentre. Ils sont encore ronds chez les *Coccomyces*, au contraire allongés (comme chaque secteur de celui du *Rhytisma acerinum*) chez les *Colpoma*, *Hypoderma* et *Lophodermium*.

Chez le *Colpoma juniperi* (fig. 8, C), selon BELLEMERE, des paraphyses vraies se substituent au réseau paraphysoïde, et on retrouve un rudiment parathécioïde (= périhyménium ?). Chez le *Coccomyces hiemalis*, selon HIGGINS (1920), le gynocarpe se développe davantage en épaisseur qu'en diamètre et sa face supérieure porte d'abord une couche d'hyphes conidiogènes, à microconidies (spermaties) que traversent les trichogynes des ascogones contenus dans le carpocentre (fig. 8, D1 et D2).

B) LENTICULAIRES PHACIDIENS

Par leurs asques, les Hypodermiens paraissent très archaïques, mais appartiennent à un rameau latéral précoce du tronc évolutif des Discomycètes. Plus typiquement unituniqués-annellascés, les Non-Hypodermiens ou Phacidiens sont sans doute plus proches de ce tronc, à sa base. Très divers, ils sont aussi peu évolués que les Hypodermiens, peut-être même moins. Tous sont «discostromiens». Parmi eux, selon BELLEMERE (fig. 10) :

- chez le *Phacidium (Phacidiostroma) multivalve*, les parties tectale et basale de l'enveloppe gynocarpique sont très épaisses, et formées de couches distinctes; le plancher et le plafond de la périlocule sont bien distincts; entre eux, le carpocentre est paraphysoïde, et il ne se développe pas de paraphyses; il n'y a pas non plus de formation «parathécioïde» (fig. 10, A);

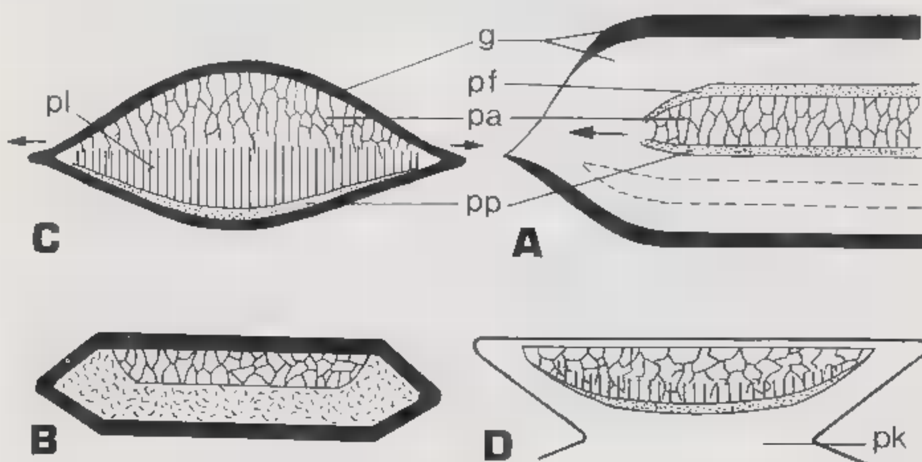


Fig. 10. — **Anté-parathéciens lenticulaires Phacidiens.** A. *Phacidium (Phacidiostroma) multivalve*. g, gynocarpe et son cortex (en noir); pf et pp, plafond et plancher périloculaires; pa, paraphysoïdes; B. *Coccophacidium (Therrya) fuckelii*; C. *Propolis faginea* : pl, paraphyses; D. *Nemacyclus niveus* : pk, podium. (Schémas d'après BELLEMERE).

- chez le *Coccophacidium (Therrya) fuckelii*, l'enveloppe gynocarpique est moins épaisse; sa partie tectale est réduite à son cortex; là encore, il y a seulement des paraphysoïdes, et pas de formation «parathécioïde» (fig. 10, B);

- chez le *Propolis faginea*, dont l'enveloppe gynocarpique est encore plus réduite, il y a au contraire des paraphyses, développées entre les paraphysoïdes, mais toujours pas de formation «parathécioïde» (fig. 10, C);

- chez le *Nemacyclus niveus*, enfin, il y a à la fois des paraphyses, s'ajoutant aux paraphysoïdes sans les faire disparaître, et un rudiment de manchon «parathécioïde». De plus, à partir de la partie basale de l'enveloppe gynocarpique se développe un volumineux «podium» (fig. 10, D).

C) LICHENS OPEGRAPHIENS (= OPEGRAPHALES) : *G. OPEGRAPHA* ET *ROCCELLA*.

Les discocarpes de ces Lichens n'ont pas atteint un stade de l'évolution plus élevé que celui des Lenticulaires; ils sont même plus simples, car ils n'ont pas, ou n'ont plus, la croissance en diamètre caractéristique de ceux-ci. D'autre part, leurs asques ont évolué vers les types à nasse apicale **F** et **G** de la fig. 3 : **F** avec nasse et anneau apical, celui-ci étant l'anneau du dôme (fig. 11, C : *Roccella*); **G** sans anneau, donc bituniqué-nassascé *(Opegrapha)*. Concernant la structure des discocarpes, il y a eu une évolution progressive des *Opegrapha* aux *Roccella*, ou peut-être l'évolution régressive inverse. D'après LETROUIT-GALINOU (1966) :

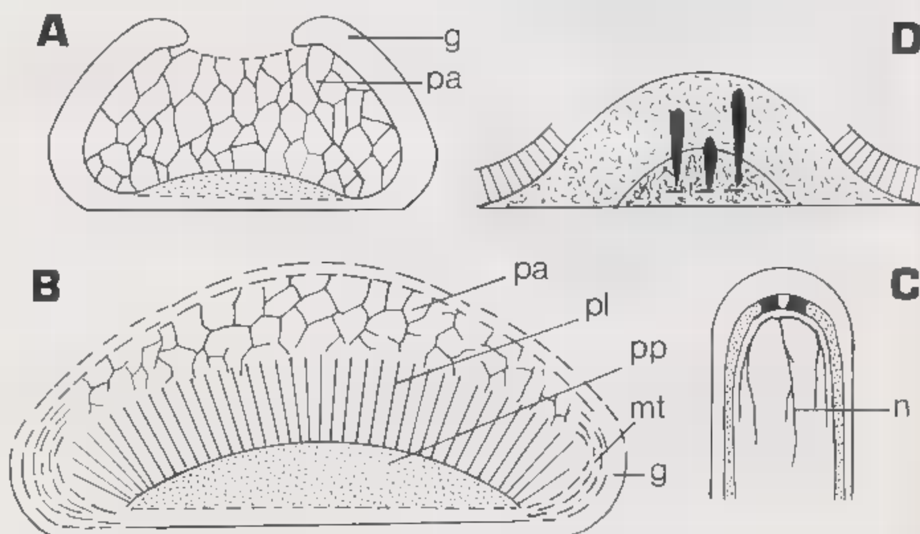


Fig. 11. — **Anté-parathéciens Opégraphiens (Opégraphales : Lichens)**. A. *Opegrapha viridis* (coupe transversale d'un discocarpe lirelliforme) : g, gynocarpe; pa, paraphysoïdes; B. *Roccella montagnei* (id.) : g, gynocarpe; pp, plancher périloculaire (= sous-hyménium); pa, paraphysoïdes; pl, paraphyses; mt, manchon parathécioïde ; C. Asque bituniqué du *Roccella* : n, nasse apicale; D. *Arthothecium* : chez ce genre, réduction très poussée des discocarpes (asques bituniqués; les *Arthonia* ne sont pas des Opégraphales, et leurs discocarpes ne sont pas toujours pareillement simplifiés).

a) chez l'*Opegrapha viridis* (fig. 11, A), l'enveloppe gynocarpique est d'abord réduite à son tectum, très mince et fugace, mais pourvu de flancs au contraire épais. Ensuite se forme sa partie basale, portant le sous-hyménium. La périlocule

est réduite à celui-ci; le carpocentre est constitué par un réseau paraphysoïde; il ne se forme pas de paraphyses. D'autre part, le discocarpe est lirelliforme, c'est-à-dire allongé comme celui des Hystériacées (Pyrénomycètes), et souvent ramifié, avec une zone de croissance à chaque extrémité.

b) chez le *Roccella montagnei* (fig. 11, B), à discocarpes non lirelliformes, plus ou moins ronds, la structure est plus complexe. Le tectum du gynocarpe est mince, même sur les flancs; sa partie basale, au contraire épaisse, porte un sous-hyménium subdivisé en une couche primaire et une couche secondaire, celle-ci sans doute formée aux dépens de la base du réseau paraphysoïde carpocentral. Comme chez l'*Opegrapha*, la périlocule est réduite à ce sous-hyménium, mais de celui-ci naissent des paraphyses, et à partir des parties latérales du carpocentre se différencie un anneau parathécioïde, ce qui indique une **tendance évolutive vers le type parathécien**.

Si la structure des discocarpes des *Opegrapha* résulte d'une évolution régressive, on peut en rapprocher celle des *Arthothecium* (fig. 11, D) qui du fait d'une telle évolution est encore plus simple : gynocarpe constitué par le thalle, enveloppant un carpocentre réticulé, d'où sortent directement les asques.

Enfin, on peut se demander s'il y a lieu de séparer, comme nous le faisons ici, les Opégraphales des Graphidacées, qui seront examinées plus loin, avec les Lécanorales. L'apothécie des *Opegrapha* pourrait en effet être comparée à celle des *Graphis* au stade jeune; par rapport aux *Graphis*, les *Opegrapha* seraient alors *néoténiques*. Mais leurs asques sont du type bituniqué-nassascé, non unituniqué.

IV. — LES DISCOCARPES ANTÉ-PARATHÉCIENS NON LENTICULAIRES

N'était leur simplicité anatomique, les Opégraphiens pourraient être placés ici. Plus complexes, les vrais **Anté-parathéciens non lenticulaires** diffèrent des Lenticulaires par un moindre accroissement en diamètre, dû à l'absence d'une zone marginale de croissance bien différenciée. Cette croissance est cependant encore assez importante chez les «Sub-lenticulaires», tels que les *Patinella* et les *Heterosphaeria*. D'autre part, généralement plus évolués que les Lenticulaires, les Non-Lenticulaires peuvent être pseudo-stipités, sub-parathéciens, et soit prosenchymateux, soit para-plectenchymateux. Enfin, leurs asques sont du type unituniqué-annellascé (fig. 3, E), mais pas toujours pourvus d'un anneau amyloïde différencié. Exemples (d'après BELLEMERE, 1968) (fig. 12) :

a) Un **sub-lenticulaire non pseudo-stipité** : l'*Heterosphaeria patella*, des tiges mortes des Orties (fig. 12, A). Ébauche du discocarpe d'abord lenticulaire, mais ensuite non; carpocentre avec pilier axial, autour duquel la locule est annulaire, mais ce pilier disparaît très tôt; complexe paraphysoïde, puis paraphyse le remplaçant; manchon parathécioïde autour du sommet de la périlocule; asques à anneau amyloïde.

Le pilier axial du carpocentre et la locule annulaire rappellent les Microthyriacées du g. *Cycloschizon*, mais ce pilier est formé de paraphysoïdes agglomérées, au lieu d'appartenir à l'enveloppe gynocarpique. Il n'existe pas chez les *Patinella*.

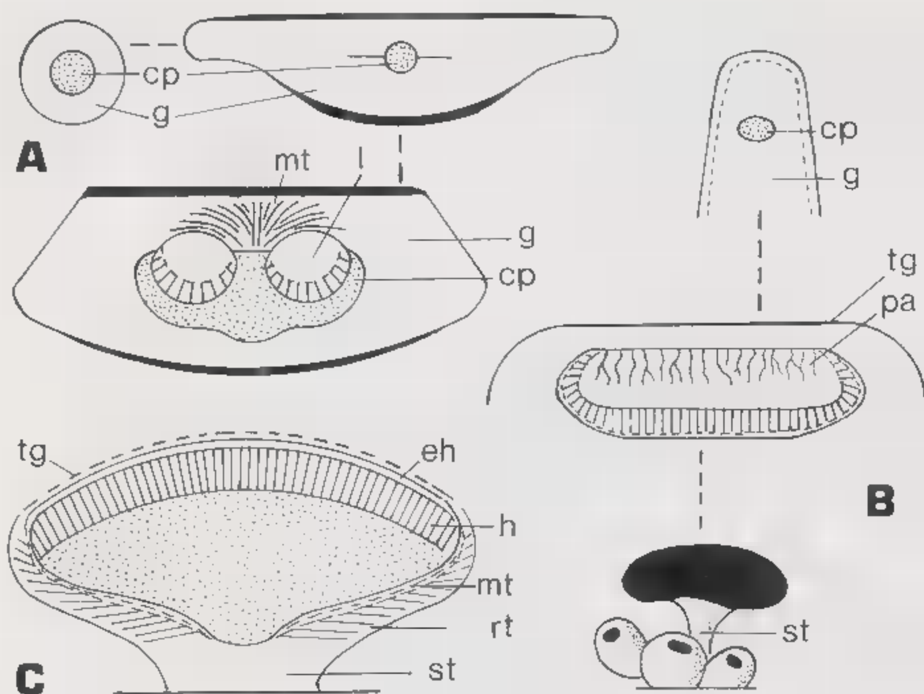


Fig. 12. – **Anté-parathéciens non-lenticulaires** (d'après BELLEMERE, 1968). A. *Heterosphaeria patella* : gynocarpe; stade pseudo-lenticulaire; passage au stade adulte; stade de la locule annulaire entourant un pilier carpocentral. B. *Bulgaria inquinans* : gynocarpe organisé à partie d'un lobe du stroma : stade jeune, avec tectum gynocarpique encore non ouvert, et restes des paraphysoïdes; discocarpes sub-adultes et adultes, avec déhiscence du tectum et pseudo-stipe. C. *Durella macrospora*, sub-adulte, après disparition du tectum. g, gynocarpe, avec son tectum tg; cp, carpocentre, et sa locule l; pa, paraphysoïdes; h, hyménium; eh, épithécium, formé par le sommet de l'hyménium; mt et rt, manchon parathécioïde et son revêtement amphithécioïde; st, pseudo-stipe.

b) **Un pseudo-stipité** : le *Bulgaria inquinans* (fig. 12, B). Sous le carpocentre, la partie basale du *gynocarpe* se développe verticalement, de façon à constituer le pied du pseudo-stipe, et peut être comparé au «podium» du *Nemacyclus* (cf.

fig. 10, B). Plus exactement, les discocarpes du *Bulgaria* dérivent d'un stroma, générateur d'excroissances dont chacune devient le stipe d'un discocarpe (après s'être creusé de locules conidiogènes). Le sommet de cette excroissance forme un gynocarpe, dans lequel le carpocentre est paraphysoïde. Ensuite, les filaments paraphysoïdes se rompent près du plafond de la locule, où en subsistent des restes, sous la forme de filaments pendants, et ils sont remplacés par des paraphyses. Pas de manchon parathécioïde; asques à anneau apical amyloïde, sans nasse. La déhiscence du discocarpe résulte de la formation dans la partie tectale du gynocarpe, très amincie, d'un pore qui s'élargit.

c) Un **sub-parathécien** : le *Durella macrospora* (fig. 12, C). Gynocarpe également produit par un stroma, et à tectum aminci; carpocentre à réseau paraphysoïde, auquel s'ajoutent, ou que remplacent, des paraphyses, produites par une couche paraphysogène sur le plancher de la locule; en outre, formation d'un manchon parathécioïde autour de l'hyménium. Asques sans anneau.

Cette espèce est prosenchymateuse, ainsi que le *Bulgaria*; l'*Heterosphaeria* est au contraire para-plectenchymateux, et de même, par exemple, le *Dermea cerasi*, le *Pezicula frangulae*, les *Godronia (= Scleroderris)*, etc.

Au sujet des **formations parathécioïdes**, qui caractérisent les discocarpes anté-parathéciens, on notera que :

1. Il en existe déjà chez certains Lenticulaires : *Rhytisma* et *Colpoma* (à moins que ce ne soit que des zones péri-hyméniales : v. plus haut). D'autre part, elles peuvent n'être qu'à peine développées : *Cenangium ferrugineum*, et elles sont une préfiguration du parathécium des Parathéciens;

2. Leur mode de formation n'est pas suffisamment clair : elles sont peut-être carpocentrales, développées à partir du bord du plancher carpocentral ou du sous-hyménium, ou peut-être d'origine gynocarpique, engendrées par la face interne de l'enveloppe gynocarpique (= du conceptacle), comme le dit BELLEMERE;

3. Comme les formations parathéciales proprement dites, elles peuvent porter des paraphyses secondaires sur leur face interne et des hyphes amphithéciales sur leur face externe ou leur sommet, de sorte qu'entre formations parathécioïdes et formations parathéciales, il n'y a pas de limites précises : une formation parathécioïde avec paraphyses secondaires et hyphes amphithéciales peut être qualifiée de **pro-parathécium**;

4. Enfin, on peut se demander si les formations parathécioïdes ne sont pas plus ou moins homologues au manchon pleural des Pyrénolichens verrucariens (?).

Les **pseudo-stipités** diffèrent des stipités vrais parce que leur stipe (= pseudo-stipe) est d'origine stromatique ou gynocarpique, non carpocentrale.

V. — DISCOCARPES SUB-PARATHÉCIENS OU PARATHÉCIENS NON LENTICULAIRES

Après les Anté-parathéciens non lenticulaires, on arrive à d'autres Non-

lenticulaires qui sont, les uns **sub-parathéciens** : ils ont un manchon parathécioïde, les autres **parathéciens** : en plus de ce manchon ils ont un parathécium typique. Très nombreux et variés, ils peuvent être présentés en trois groupes :

a) les **Pézizéens inoperculés**, qui font directement suite aux Anté-parathéciens non lenticulaires;

b) les **Verrucariens**, périthécioïdes, et les **Lécanoriens**, à discocarpes typiques, qui sont lichénisants;

c) les **Ostropiens** à discocarpes atypiques, plus ou moins périthécioïdes, et les **Pézizéens operculés**, à discocarpes typiques, les uns et les autres à asques pourvus, du moins en principe, d'un tractus apical (comme ceux du *Leotia*).

A) PÉZIZÉENS INOPERCULÉS

Ils ont des discocarpes typiques (cf. fig. 1), généralement péziziformes, pourvus d'un manchon périthécioïde, complété ou non par un parathécium, et des asques unituniqués, généralement pourvus d'un anneau apical amyloïde, simple ou double, mais dépourvus d'un tractus apical. Ils sont nombreux et variés; leur nombre semble indiquer qu'ils constituent, dans l'ensemble des Discomycètes, un groupe évolué. On les ■ classés de diverses façons, tantôt d'après leur morphologie : sessiles, sub-stipités, stipités typiques, tantôt d'après la consistance de leurs discocarpes : non charnus et plus ou moins coriaces chez les moins évolués (Patellariacées), charnus et para-plectenchymateux chez les Hélotiacées, également charnus mais prosenchymateux chez les Mollisiacées, qui sont peut-être les plus évoluées. Ils ont été bien étudiés par BELLEMERE (1968) qui (comme nous l'avions fait nous-même en 1960) qualifie les formes stipitées de discopodiennes, mais il nous semble aujourd'hui que la notion de discopodes (*sensu* CORNER) ne s'applique en réalité qu'aux Géoglossales, *Baeomyces* et al., *Cladonia* et al. et *Leotia* (v. plus haut) : les Pézizéens stipités ont un stipe, formé essentiellement aux dépens de la base du carpocentre (= de la médulle), que BELLEMERE nomme le podium de la médulle; ce stipe ne semble pas homologue à un discopode véritable.

Cela précisé, nous prendrons comme exemples (fig. 13 et 14) :

a) Parmi les **espèces sessiles** : le *Pezicula rubi* (fig. 13, A) à manchon parathécioïde garni d'un revêtement amphithécioïde, sans parathécium; - l'*Arachnopeziza aurantia*, para-plectenchymateux, au contraire complété par un parathécium, pourvu au sommet d'une couronne parathéciale (fig. 13, B). Cette couronne est la partie primordiale du parathécium, qui en dérive;

b) Parmi les **espèces sub-stipitées** (= à stipe très court, pouvant demeurer enterré) : le *Mollisia uda* (fig. 13, C), prosenchymateux, à manchon parathécioïde et parathécium pourvus d'un revêtement amphithécioïde, sans couronne parathéciale; - le *Pyrenopeziza escharodes* (fig. 13, D), prosenchymateux, à stipe à peine distinct, et à parathécium développé, au sommet, avec les paraphyses parathéciales, sous le tectum gynocarpique du discocarpe encore jeune

(non épanoui) en un pendentif, qui plonge dans la cavité apothéciale; - le *Patellaria atrata* (fig. 13, E), qui diffère des autres Pézizéens inoperculés parce que, de par ses asques, c'est un **bituniqué-nassascé**. Malgré cela, son organisation est analogue à celle des autres Inoperculés : non charnu et noir, il a un parathécium; son stipe est extrêmement réduit;

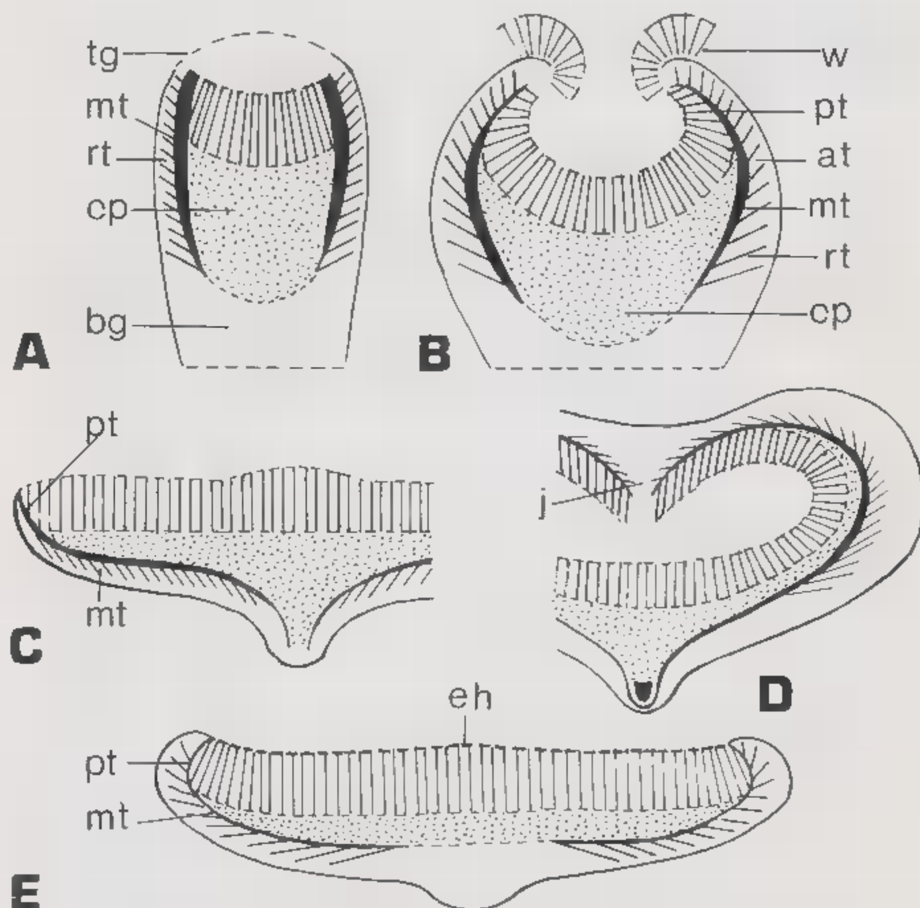


Fig. 13. — Discocarpes sub-parathéciens ou parathéciens non-lenticulaires des Pézizéens inoperculés sessiles ou sub-sessiles (croquis simplifiés, d'après les dessins de BELLEMERE). A. *Pezicula rubi* : bg et tg, base et tectum de l'enveloppe gynocarpique (= du conceptacle; tectum disparu par dislocation); cp, carpocentre (= médulle); mt, manchon parathécioïde et rt, revêtement amphithécioïde (pas de parathécium ni d'amphithécium véritables); B. *Arachnopeziza aurantia* : id. mais il y a un parathécium (pt) avec amphithécium (at) et une couronne parathéciale (w); C. *Mollisia uda* : id., mais pas de couronne parathéciale; D. *Pyrenopeziza escharodes* : ascocarpe non épanoui, avec, sous le tectum gynocarpique, un pendentif (j) formé par le sommet du parathécium et de l'amphithécium; E. *Patellaria atrata* (bituniqué-nassascé): cf. C; eh, épithécium.

c) Parmi les **espèces longuement stipitées** : l'*Encœlia tiliacea* (fig. 14, B), dont le gynocarpe de chaque discocarpe se développe à partir d'un stroma (comme d'ailleurs celui d'autres espèces stipitées) et dont le parathécium et ses paraphyses forment, sous le tectum gynocarpique, avant l'éclosion, un pendentif (analogue à celui du *Pyrenopeziza escharodes*); - l'*Helotium calyculus* (fig. 14, A), le *Calycella citrina* et le *Cyathicula coronata* (fig. 14, C); - enfin, le *Dasyscyphus niveus* (et les autres espèces du même g.), dont l'appareil amphithécial forme, sur le discocarpe, un revêtement de poils septés (fig. 14, D). Ces espèces sont toutes des Hélotiacées, para-plectenchymateuses.

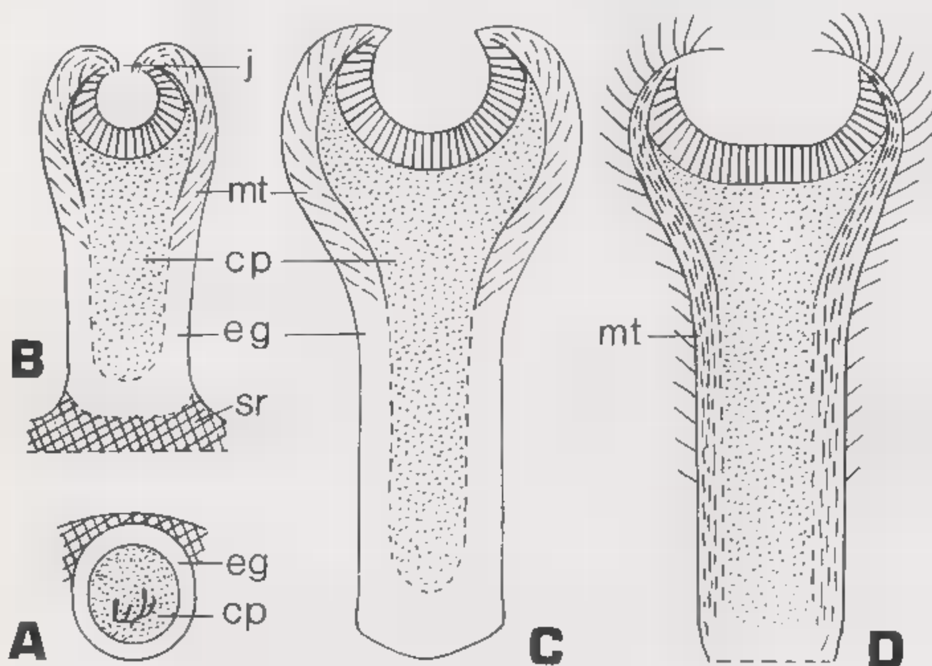


Fig. 14. — **Discocarpes parathéciens non lenticulaires des Pézizéens longuement stipités** (croquis simplifiés, d'après les dessins de BELLEMERE). A. *Helotium calyculus*, gynocarpe. Enveloppe (eg) (= conceptacle), carpocentre (cp) et appareil sporophytique; B. *Encœlia tiliacea*, stade jeune. Stroma générateur (sr), enveloppe gynocarpique (eg), carpocentre (= médulle) (cp); manchon parathécioïde (mt), parathécium et formations amphithéciales; pendentif (j); C. *Cyathicula coronata* : id., mais ni stroma générateur ni pendentif; D. *Dasyscyphus niveus* : manchon parathécioïde (mt) et parathécium épais; formation amphithéciale formée de poils septés.

Chez ces divers Inoperculés, le revêtement amphithécial comprend, selon BELLEMERE, un revêtement amphithécioïde, formé autour du manchon parathécioïde, par une différenciation du gynocarpe, et un amphithécium

véritable, développé sur le parathécium. Mais ces deux formations sont en continuité; l'une et l'autre portent des paraphyses secondaires.

Le stipe contient la partie basale du carpocentre (= son podium), dont la partie supérieure forme l'essentiel de la médulle. Sa partie carpocentrale est entourée par la partie inférieure du manchon parathécioïde, lequel se développe de haut en bas.

Il se peut que fondamentalement le discocarpe des Pézizéens inoperculés ait été stipité. Dès lors, dans les espèces longuement stipitées, le stipe aurait subi une évolution «progressive», tandis que chez les sub-sessiles et sessiles une évolution «régressive» l'aurait rudimentarisé, puis supprimé. Comme à ses débuts, dans le gynocarpe, qui en est le «conceptacle», le futur discocarpe n'a pas ou presque pas de stipe, cette évolution «régressive» aurait été néoténique.

Enfin, étant bituniqués-nassascés, le *Patellaria atrata* et ses alliés posent un problème d'ordre systématique, non résolu. Appartiennent-ils à un phylum distinct de celui (ou ceux) des autres Pézizéens inoperculés, mais ayant évolué parallèlement à ceux-ci? C'est le problème, non résolu, de la phylogénie des types d'asques qui est ici en jeu.

Chez cette espèce, comme d'ailleurs chez d'autres Inoperculés, l'hyménium est recouvert d'un **épithécium**, formé par le sommet des paraphyses.

B) VERRUCARIENS ET LÉCANORIENS

Les discocarpes verrucariens et lécanoriens sont ceux des Discolichens appartenant aux ordres des Verrucariales (sub-parathéciennes) et des Lécanorales (parathéciennes), qui de par leurs asques sont archaeascés ou bituniqués, sans tractus apical. Ces deux ordres sont morphologiquement bien différents, du fait d'évolutions divergentes, mais il y a cependant entre eux des analogies, indiquant sans doute une parenté.

1. Parmi les **Verrucariens (= Verrucariales)** se placent les g. *Verrucaria*, *Pyrenula*, *Porina*, *Arthopyrenia*, *Dermatocarpon*, etc., qui ne sont que sub-parathéciens (un manchon parathécioïde, d'ailleurs réduit, mais pas de parathécium) et dont les discocarpes sont périthécioïdes (de sorte que, classiquement, ce sont des Pyrénolichens).

Ces genres ont été étudiés par DOPPELBAUR (1959), puis JANEX-FAVRE (1970 et 1981). En utilisant surtout les données fournies par celle-ci, on peut décrire ainsi leurs discocarpes périthécioïdes (fig. 15) :

1) Gynocarpe en principe cylindrique et palissadique, contenant un carpocentre piriforme, à sommet plus ou moins pointu. Cette structure est typiquement réalisée chez le *Verrucaria controversa*, moins nettement chez les autres espèces.

2) Autour du carpocentre, enveloppe gynocarpique plus ou moins complètement réduite à sa partie tectale, formant le capuchon tectal du carpocentre. Cependant, la partie basale peut demeurer épaisse (*Dermatocarpon miniatum*),

et chez certaines espèces l'enveloppe gynocarpique fait défaut (*Verrucaria confluens*). Également chez certaines espèces, le capuchon tectal s'accroît latéralement, ce qui donne un «involucrellum» (particulièrement bien développé chez le *Verrucaria cazzae*).

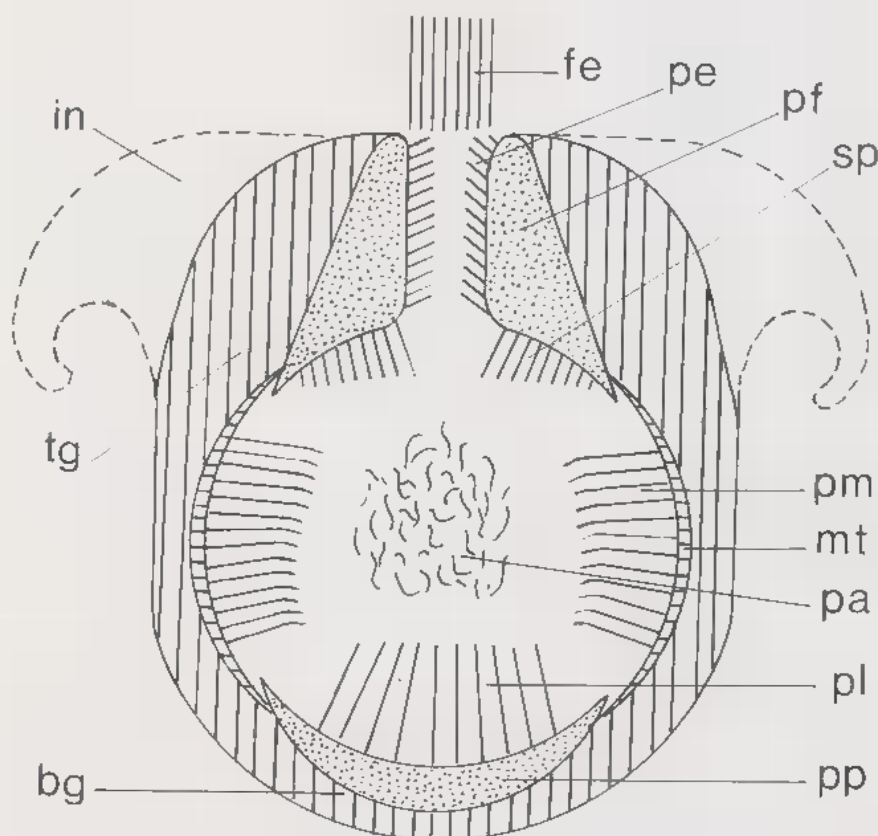


Fig. 15. – **Lichens verrucariens : schéma théorique d'un ascocarpe périthécioïde.** tg et bg, tectum et base du gynocarpe cylindrique et palissadique; in, involucrellum; pf, plafond conique de la périlocule, transformé en appareil ostiolaire; pe, périphyses; sp, pseudo-paraphyses; pp, plancher de la périlocule; pl, paraphyses; mt, manchon pleural parathécioïde; pm, paraphyses pleurales (= paraphyses parathéciales, ou paraphyses secondaires); fe, faisceau épicentral.

3) Carpocentre pourvu d'une enveloppe périloculaire, dont le plafond forme le «cône carpocentral apical», et le plancher un «ménisque», en principe paraphysogène. Chez diverses espèces, le cône porte un faisceau vertical d'«hyphes

épicentrales». Ce faisceau est bien développé chez le *Porina byssophila*, où il est grossi de filaments d'origine gynocarpique; on le retrouve chez d'autres *Porina*, le *Pyrenula nitida*, le *Verrucaria cazzae*, l'*Arthopyrenia conoidea*, etc. où il prolonge la pointe du carpocentre. Dans tous les cas, il disparaît au cours du développement.

Entre le cône et le ménisque, le reste du carpocentre donne un complexe paraphysoïde.

4) Entre le carpocentre et l'enveloppe gynocarpique, différenciation d'un «manchon pleural parathécioïde». Il relie le cône au ménisque, avec lesquels il forme la paroi périthéciale, ou mieux «périthécioïde», que complète au sommet un appareil ostiolaire, avec ostiole et périphyses, dérivé du cône apical.

5) Dans la cavité de l'ascocarpe (= locule à asques), le cône peut produire des pseudo-paraphyses (pendantes) (*Verrucaria confluens*, *V. cazzae*) et le ménisque des paraphyses vraies (dressées) (*Porina byssophila*, autres *Porina*, *Arthopyrenia conoidea*, *Dermatocarpon miniatum*...) mais ces formations peuvent manquer. Entre les deux, chez le *Verrucaria controversa*, le manchon pleural parathécioïde émet des paraphyses pleurales, ou pleurophyses. Elles s'enfoncent horizontalement dans la cavité de l'ascocarpe, puis s'incurvent vers le bas; elles ont sans doute la valeur de paraphyses secondaires, ou paraphyses parathéciales.

6) Asques bituniqués-nassascés, mais la nasse apicale n'est pas toujours distincte.

Cela dit :

- le faisceau épicentral est peut-être (?) l'ébauche rudimentaire et abortive d'un **discopode**, témoignant d'une **origine phylogénétique discopodienne**, plus ou moins proche des Lichens du g. *Baeomyces* (voir fig. 5 et 16, A).

- de son côté, le gynocarpe peut indiquer (?) qu'à partir de ce stade ancestral il y a eu un **stade lenticulaire** de l'évolution (v. fig. 2). En effet, il est lenticulaire chez l'*Arthopyrenia submicans*, le *Pyrenula nitida*, et surtout le *Porina* sp. (de la Maboké) figuré par JANEX-FAVRE (fig. 16, B). D'autre part, sa structure **palissadique**, assez bien conservée chez le *Verrucaria controversa*, rappelle les plus archaïques des Ascomycètes (cf. *Dothiora*, fig. 9, B).

- enfin, la formation d'un **manchon pleural parathécioïde** permet d'attribuer à l'ascocarpe périthécioïde une structure **sub-parathécienne**, pouvant conduire à celle des Lécanorales, qui est typiquement parathécienne. A ce sujet : 1. la fig. 16, C suggère comment, du moins théoriquement, on pourrait passer du type sub-parathécien périthécioïde du *Pyrenula nitida* à un type parathécien; 2. la fig. 16, D montre comment, chez l'*Arthopyrenia conoidea*, le manchon pleural parathécioïde peut donner un **faisceau ogival**, qui coiffe le sommet du carpocentre, faisceau analogue à celui dont dérive le parathécium d'Operculés tels que l'*Anthracobia nitida*.

Ainsi, les Lichens Verrucariens suggèrent, par leur structure ontogénique, la possibilité d'une évolution partie d'un stade très archaïque et ayant conduit,

par l'intermédiaire de stades discopodiens et lenticulaires, à un stade proche de celui des discocarpes parathéciens, qui sont les plus évolués (et ainsi à celui des plus évolués des pyrénocarpes, à carpocentre arbusculo-glomérulaire).

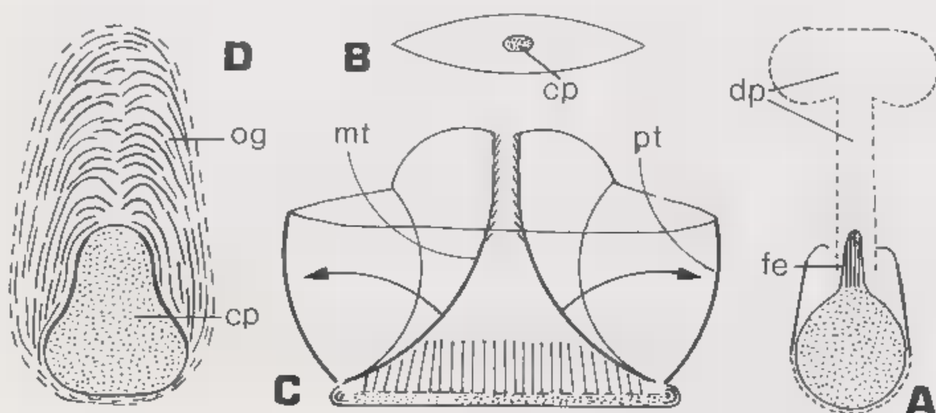


Fig. 16. – Lichens verrucariens (suite) : schémas comparatifs. A. Comparaison avec les Discopodiens : fe, faisceau épicentral, cf. dp, discopode; B. Comparaison avec les Lenticulaires : gynocarpe lenticulaire d'un *Porina*; cp, carpocentre; C. Comparaison avec les Lécanoriens : mt, manchon pleural parathécioïde d'une Verrucariale *(Pyrenula nitida)* et parathécium pt des Lécanorales; D. Comparaison avec les Pézizéens operculés : og, faisceau parathécioïde ogival de l'*Arthopyrenia conoidea* (schémas; cf. JANEX-FAVRE, 1970, fig. 54) à comparer à celui, par exemple, de l'*Anthracobia nitida* (cf. DELATTRE-DURAND et PARGUEY-LEDUC, 1979, fig. 12); cp, carpocentre.

2. Chez les **Lécanoriens (= Lécanorales)** au contraire des Verrucariens, les discocarpes sont parathéciens; de plus ils ne sont pas périthécioïdes. Parmi les Lichens, ce groupe est le plus important, tant par le nombre des espèces que par leur diversité. Cela peut être le résultat d'une longue évolution, qui toutefois a laissé subsister quelques caractères archaïques. Chez ces Discolichens, bien étudiés par LETROUIT-GALINOU (1966), on retrouve le schéma fondamental des discocarpes de la fig. 1 avec les variantes et particularités suivantes (fig. 17) :

1) Développement du gynocarpe, puis du discocarpe, à partir d'un «primordium» plus ou moins plexiforme (plexus d'hyphes), différencié dans le thalle du Lichen, soit avant l'appareil ascogonial (selon la règle), soit après (cas notamment des *Collema*, déja étudiés par STAHL en 1877, et classiques). Ce second cas rappelle celui des Pyrénomycètes ascothéciens.

2) Importante croissance en diamètre de l'ébauche des discocarpes. Elle est surtout marginale, et due à l'activité d'une «péribase», qui encercle l'ébauche,

entre le tectum et la base de l'enveloppe gynocarpique, qui ne sont pas en continuité sur le pourtour de l'ébauche. Une croissance analogue, assurée par une sorte de péribase, existe déjà chez quelques Verrucariales (*Pyrenula nitida*, fig. 16, C). Elle peut rappeler celle des Lenticulaires (cf. fig. 2).

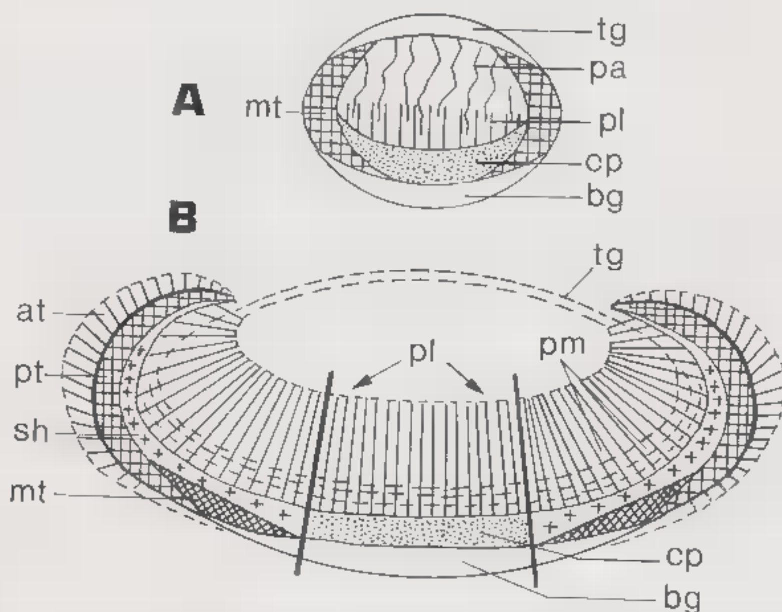


Fig. 17. — Lichens Lécanoriens : schéma théorique d'un discocarpe parathécien de Lécanorale. A. Stade du gynocarpe (âgé) : tg et bg, tectum et base de l'enveloppe gynocarpique (= du conceptacle, incomplet sur les flancs); mt, manchon parathécioïde; cp, carpocentre (partie sous-hyméniale); pa et pl, paraphysoïdes et paraphyses. B. Stade subadulte (le tectum tg a disparu) : bg, base de l'enveloppe gynocarpique; mt, manchon parathécioïde; pt, parathécium, avec amphithécium at; cp, restes du carpocentre, portant les paraphyses primaires pl; sh, sous-hyménium d'origine parathécioïde et parathéciale, portant les paraphyses secondaires pm.

3) Parathécium développé probablement sur la péribase. Celle-ci, chez certaines espèces, comme le *Buellia canescens*, se transforme au préalable en un pro-parathécium, plus ou moins strictement comparable à un manchon parathécioïde.

4) Carpocentre paraphysoïde, formé d'hyphes en principe anastomosées en un réseau. Sa base donne un sous-hyménium paraphysogène, générateur des paraphyses primaires, dont l'ensemble constitue la partie primaire (= partie centrale) de l'hyménium. Autour de celle-ci, la partie secondaire est formée par les paraphyses parathéciales, nées de la face interne du parathécium. Sur

sa face externe, celui-ci se garnit d'un amphithécium.

5) Excipulum essentiellement constitué par le parathécium et l'amphithécium. Chez les Lécanoracées, sa marge, autour de l'hyménium, est soit de couleur claire : cas des discocarpes «lécanorins», soit de couleur sombre, semblable à celle de l'hyménium: cas des discocarpes «lécidéins».

6) Asques en principe du type archaeascé, mais il y [redacted] en réalité de nombreuses variantes, indiquant que le groupe des Lécanorales est complexe, et sans doute polyphylétique. Ainsi :

- les *Nephroma* sont bituniqués-nassascés;
- les *Pertusaria* ont à la fois un anneau amyloïde (complexe) et une nasse apicale;
- les *Collema* ont un anneau amyloïde (double) mais pas de nasse;
- dans les autres genres, la structure apicale comporte, ou non, la différenciation d'un anneau amyloïde dans le dôme apical ou son pendentif, et celle d'une nasse dans le sommet de l'épiplasme.

Cela dit :

a) Chez certaines espèces, telles que le *Lecanora subfuscata* (cf. LETROUIT-GALINOU, 1966), il n'y a pas d'enveloppe gynocarpique : le primordium plexiforme donne seulement un carpocentre, qui ensuite s'entoure d'un parathécium;

b) Chez les *Trypethelium (T. virens)* et *Chiodecton (C. perplexum)* les discocarpes semblent se former dans des stromas, d'origine thalline, dont la vraie nature est toutefois incertaine;

c) Chez les *Pertusaria (P. pertusa*, étudié par LETROUIT-GALINOU) du primordium dérive un discocarpe primaire abortif, dans le carpocentre duquel se développent des discocarpes secondaires, réduit chacun à un carpocentre paraphysoïde réticulé, sans paraphyse, entouré d'un manchon parathécial, garni d'un amphithécium (fig. 18, A).

L'ensemble forme, sur le thalle, une «verrue apothéciale», qui, en réalité, est un complexe de discocarpes, et non un stroma thallin;

d) Du cas des *Pertusaria*, on a rapproché celui des *Cladonia* et de leurs alliés, dont les ascocarpes se forment sur les sommets des podétions, ramifiés ou infundibuliformes, engendrés par le thalle. De la sorte (cf. LETROUIT-GALINOU, 1966), chaque podétion du *C. floerkeana*, par exemple, serait un discocarpe primaire abortif, stipité, réduit à son stipe dont la structure rappelle celle des cladomes multiaxiaux (= pseudo-cladomes) des Algues, formés d'un faisceau de filaments axiaux entouré d'un cortex pleuridien (cf. CHADEFAUD, 1960 et 1975). Ce stipe cladomoïde, ramifié ou non, porterait sur chaque sommet un discocarpe secondaire, pourvu d'un parathécium et d'un amphithécium (cf. fig. 6, A).

On notera que cette interprétation s'oppose à celle, rapportée plus haut et plus classique, selon laquelle les *Cladonia* devraient plutôt être rapprochés des Discopodiens du g. *Baeomyces*. A l'appui de quoi on notera que la structure cladomoïde du podétion se retrouve dans le stipe des Discopodiens géoglossiens,

et que le péri-hyménium de ceux-ci, et des *Baeomyces*, peut être un équivalent, encore rudimentaire et typique, du parathécium des *Cladonia*.

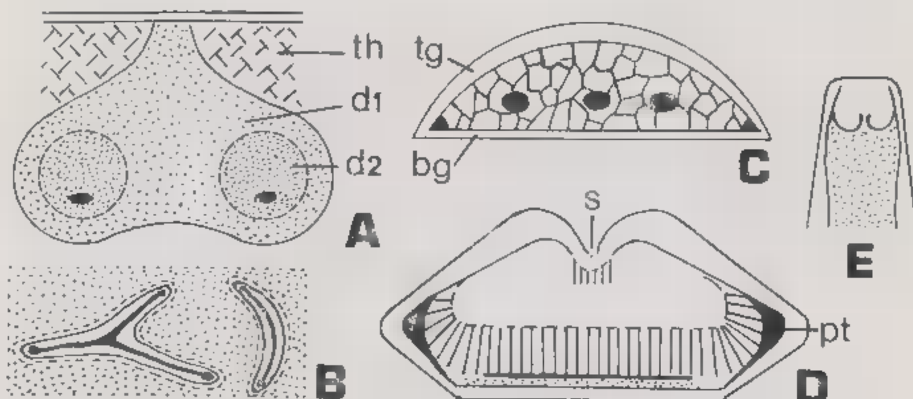


Fig. 18. – **Discocarpes Lécanoriens (?) aberrants** : *Pertusaria* et *Graphis*. A. *Pertusaria*, verrue apothéciale jeune, incluse dans le thalle th du Lichen : discocarpe primaire abortif (d1) contenant les carpocentres de discocarpes secondaires (d2); B. Lirelles d'un *Graphis*, avec sillon de déhiscence et point végétatif à chaque extrémité, et rebord thallin; C. Coupe d'une lirelle jeune : tg et bg, tectum (épais) et base (mince), entourant un carpocentre paraphysoïde garni d'ascogones; D. Coupe d'une lirelle presque mûre : s, sillon de déhiscence; au-dessous, pendentif formé de paraphysoïdes; pt, parathécium, avec paraphyses parathéciales; E. Asques d'un *Graphis*, avec bouchon apical.

e) Enfin, les Graphidacées (g. *Graphis*), que nous avons distinguées des Opégraphacées (voir plus haut) ont par rapport aux Lécanorales typiques des caractères très particuliers, qui devraient peut-être les séparer de celles-ci. Ce sont :

- comme ascocarpes, des «lirelles» allongées, souvent ramifiées, rappelant celles des *Opegrapha* et aussi des Hypodermales à discocarpes lirelliformes : *Colpoma*, *Hypoderma*, *Lophium*... L'activité de leur péribase se concentre dans leurs extrémités, ainsi occupées par un point végétatif (fig. 18, B);

- dans chaque lirelle, tectum gynocarpique épais, raccordé par ses bords à la base gynocarpique, au contraire très mince, et carpocentre entièrement paraphysoïde (fig. 18, C);

- autour du carpocentre, formation d'un parathécium, garni de paraphyses parathéciales, sans amphithécium. Déhiscence par une fente longitudinale (fig. 18, B) au fond d'un sillon de déhiscence (fig. 18, D). Après celle-ci, une seconde lirelle peut se développer dans la première, et ainsi de suite;

- asques sans anneaux ni nasse, à pendentif en forme de tore plus ou moins épais, ou même de bouchon apical, ce qui rappelle les Ostropiens (voir plus

loin) (fig. 18, E).

Nous avons déjà noté qu'ainsi organisées les Graphidacées sont bien plus évoluées que les *Opegrapha*, mais que peut-être ceux-ci en dérivent par une évolution régressive néoténique (?).

C) DISCOCARPES SUB-PARATHÉCIENS OU PARATHÉCIENS NON LENTICULAIRES, OSTROPIENS ET PÉZIZÉENS OPERCULÉS.

Ces Discomycètes, parmi lesquels se trouvent les plus évolués, diffèrent des précédents par leurs asques, dont l'appareil apical comporte un pendentif en forme de tore, auquel est suspendu, du moins en principe, un tractus apical. Cela les rapproche, d'une part des Discopodiens du g. *Leotia* (cf. fig. 5, D), d'autre part des Pyrénomycètes ascothéciens qui, tels par exemple diverses Xylariales (*Hypocopra, Rosellinia*, ...) ont aussi un tractus apical, de sorte qu'on peut se demander si **Léotiens, Ostropiens, Pézizeens operculés et Pyrénomycètes ascothéciens ne forment pas, malgré leur disparité, un groupe phylogénétique unique**, mais complexe, diversifié par des évolutions secondaires divergentes (cf. fig. 23).

Cela dit :

1) De même que dans l'ensemble Verrucariens-Lécanoriens les premiers sont sub-parathéciens et périthécioïdes, les autres parathéciens avec des discocarpes typiques, les Ostropiens sont sub-parathéciens et avec tendance à devenir périthécioïdes (Clavicipitales) et les Pézizéens operculés parathéciens, à discocarpes typiques;

2) Dans les asques, le pendentif toroïde est épais et forme un bouchon apical chez les Ostropiens, et aussi chez les Pézizéens operculés les moins évolués (Sarcoscyphales): chez les Operculés évolués il est réduit à un très mince cercle, souvent à peine distinct, entourant intérieurement le pourtour de l'opercule. Dans les deux cas, comme chez les *Leotia*, mais contrairement à ce qui s'observe chez les Pyrénomycètes ascothéciens, il n'y a pas différenciation d'un anneau amyloïde ou chitinoïde dans le dôme apical ou le pendentif;

3) Le tractus apical, déjà sommairement figuré par BULLER (1934) a été étudié en microscopie optique par CHADEFAUD (1942 et 1960) chez divers Disco- et Pyrénomycètes, puis en électronique par PARGUEY-LEDUC et JANEX-FAVRE (1979, 1980) chez les Pyrénomycètes *Coniochaeta ligniaria* et *Diatrypella quercina* (fig. 19, A). C'est un tube à paroi membraneuse très mince, garnie de fibrilles longitudinales, qui paraît être une dépendance du plasmalemme de l'épiplasme. Vers le haut, il s'élargit en un entonnoir, fixé par ses bords au pendentif de l'appareil apical, sur lequel il est en continuité avec le plasmalemme. Cet entonnoir peut contenir une inclusion globuleuse; chez le *Diatrypella*, il est rempli par une substance opaque aux électrons. Vers le bas, le tractus s'évase et coiffe la plus élevée des ascospores; peut-être (?) se prolonge-t-il en un sac enveloppant la totalité de celles-ci. Toutefois, chez

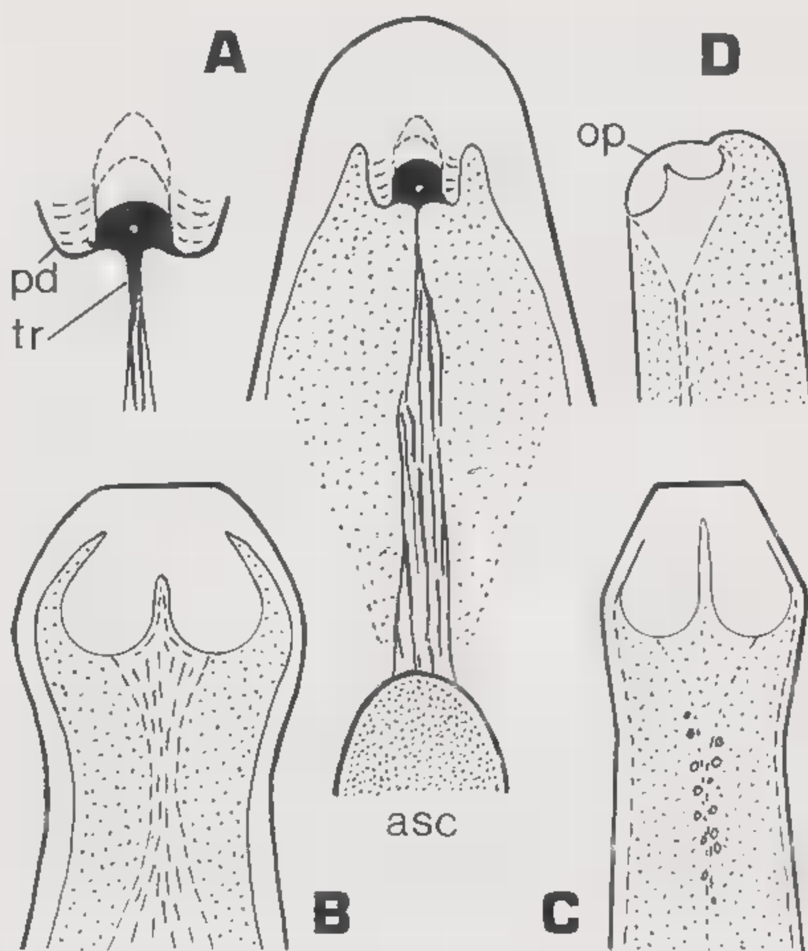


Fig. 19. — **Le tractus apical des asques des Ostropiens et des Pézizéens operculés.** A. *Diatrypella quercina* (Pyrénomycète) d'après une photo électronique de PARGUEY-LEDUC et JANEX-FAVRE (1980). A gauche, détail plus grossi : pendentif (pd) sans anneau; sommet du tractus (tr) rattaché au plasmalemme sur le pendentif, avec contenu opaque aux électrons et globule sphérique; ascospore (asc). B. *Ostropa cinerea* (Ostropale), en microscopie photonique : bouchon apical et tractus. C. *Cordyceps ophioglossoides* (Clavicipitale), id. D. *Cookeina tricholoma* (Sarcoscyphale tropicale), id. avec opercule (op); Voir aussi, fig. 3, C, D, E (Ostropale, Pézizale, Pyrénomycète ascothécien), et fig. 5, D *(Leotia)*.

le *Leotia*, au lieu de s'évaser, il se prolonge sous la forme d'un filament tout le long des huit ascospores (fig. 5, D). Il disparaît quand l'asque mûrit. Son rôle est inconnu. Appartenant au plasmalemme du sommet de l'asque, comme

la nasse apicale des Bituniqués-Nassascés, il est peut-être plus ou moins l'homologue de celle-ci (?). Son rôle est inconnu.

1. Les **Ostropiens** sont des Ostropales (g. *Stictis*, *Schizoxylon*, *Ostropa*, etc.) et les Clavicipitales (g. *Claviceps*, *Cordyceps*, *Epichloe*, etc.), ordres généralement rangés parmi les Pyrénomycètes, à cause de leurs discocarpes périthécioïdes. On peut aussi en rapprocher les Lichens du g. *Thelotrema*.

Leurs ascocarpes sont difficiles à interpréter. Nous proposons l'interprétation suivante (d'ailleurs discutable) :

a) Chez les **Ostropales** (fig. 20), étudiées par BELLEMERE (1968) :

- l'enveloppe gynocarpique, d'abord close, s'ouvre au sommet à maturité;
- sous cette enveloppe, une enveloppe parathécioïde entoure les flancs du carpocentre et sa base;

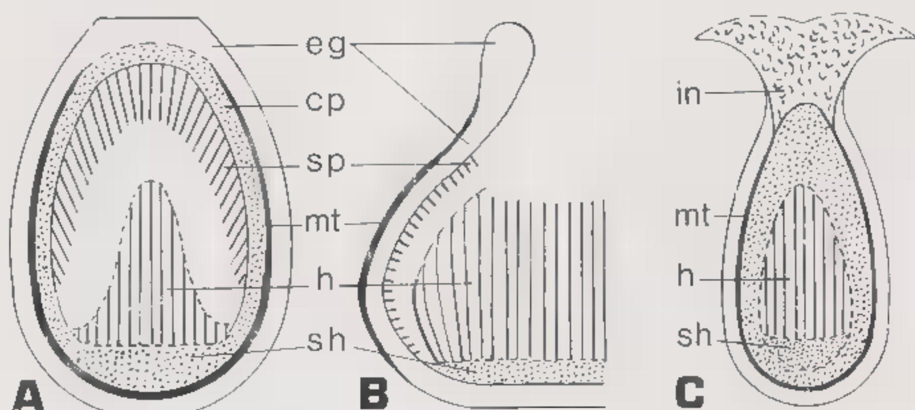


Fig. 20. — Ostropales. A. Ascocarpe encore clos (schéma : cf. *Stictis*) : eg, enveloppe gynocarpique; mt, manchon parathécioïde; cp, carpocentre; sp, pseudo-paraphyses; sh, sous-hyménium; h, hyménium sans paraphyses. B. *Stictis radiata*; ascocarpe ouvert. L'enveloppe eg a disparu (d'après BELLEMERE). C. *Ostropa barbara*, id., avec involucre in.

- le carpocentre est pourvu d'une périlocule, dont les flancs et le sommet produisent des pseudo-paraphyses, et dont la base se garnit d'un sous-hyménium non paraphysogène;
- l'hyménium, sans paraphyses, est d'abord conique, parce que les asques du centre se développent les premiers et sont alors plus longs que ceux de la périphérie.

Une telle structure, comportant une enveloppe parathécioïde, mais pas de parathécium, est sub-parathécienne, non parathécienne. L'enveloppe parathécioïde est disposée comme celle des Pézizéens inoperculés : cf. fig. 13, et notamment le *Pezicula rubi*.

Les asques ont un bouchon apical et parfois un tractus apical (fig. 19, B). Les ascospores sont filamenteuses.

Chez le *Schizoxylon berkeleyanum*, selon BELLEMERE, l'enveloppe parathécioïde paraît double. Peut-être y a-t-il une enveloppe externe purement pleurale, qui seule serait parathécioïde, et une enveloppe interne qui, au contraire, différenciée même sous le carpocentre, serait déjà parathéciale, mais cela est discutable.

Chez l'*Ostropa barbara* (fig. 20, C) le sommet (ouvert) de l'enveloppe gynocarpique ou de l'enveloppe parathécioïde (?) se garnit sur ses bords d'une «couronne involucrale», qui devient le «chapeau» du discocarpe, et est peut-être l'homologue d'une couronne parathéciale (?). Chez cette espèce et le *Schizoxylon* il y aurait donc peut-être la manifestation d'une tendance évolutive vers le stade parathécien.

Dans tous les cas, le jeune discocarpe croît d'abord en hauteur, ensuite en diamètre, mais cela sans l'intervention d'une zone de croissance différenciée, comparable à la péribase des Lécanorales.

Chez le *Stictis* et l'*Ostropa*, l'enveloppe gynocarpique s'amincit, puis disparaît (fig. 20, B et C).

b) Chez les *Clavicipitales* (fig. 21), dont les asques et les ascospores (fig. 21, A), sont semblables à ceux des Ostropales (fig. 19, C), et qui sont en réalité des Ostropales à discocarpes tout à fait périthécioïdes, non de vrais Pyrénomycètes, on retrouve, mais quelque peu simplifiées, les mêmes formations, c'est-à-dire, selon les dessins de DOGUET (1960) : une enveloppe gynocarpique, une enveloppe parathécioïde, un sous-hyménium non paraphysogène et un hyménium sans paraphyses, d'abord conique. L'enveloppe parathécioïde ne s'étend pas sous le carpocentre (= le sous-hyménium) et elle porte une «couronne involucrale».

c) Le Lichen *Thelotrema lepadinum* (fig. 21, B) souvent rapproché des Graphidacées, est peut-être apparenté aux Ostropales, car d'après les dessins de LETROUIT-GALINOU (1966), on peut retrouver dans ses discocarpes une enveloppe gynocarpique, mais réduite à sa partie basale, une enveloppe parathécioïde au contraire sans partie basale, garnie intérieurement de «périphyses» qui peuvent être des pseudo-paraphyses et d'un hyménium d'abord conique, formé d'asques à bouchon apical. Mais la partie basale de l'enveloppe gynocarpique contient une zone de croissance annulaire, sorte de péribase (cf. Lécanorales) qui assure le développement en diamètre du discocarpe, et les ascospores sont fusiformes, non filamenteuses.

Ainsi organisés, les ascocarpes de ce Lichen sont assez nettement périthécioïdes, ce qui rappelle les Clavicipitales.

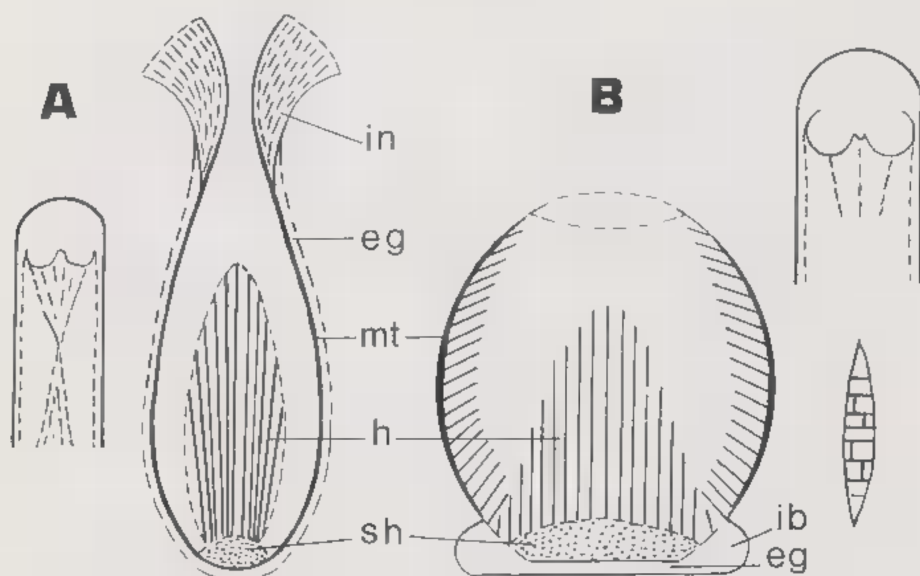


Fig. 21. – Clavicipitales et *Thelotrema*. A. *Epichloë typhina* (Clavicipitale), ascocarpe adulte; eg, enveloppe gynocarpique; mt, manchon parathécioïde; sh, sous-hyménium; h, hyménium sans paraphyses; in, involucre. A côté, asque d'un *Cordyceps*. B. *Thelotrema lepadinum* (Lichen), ascocarpe adulte; eg, enveloppe gynocarpique, réduite à sa base, avec péribase ib; mt, manchon parathécioïde; sh, sous-hyménium; h, hyménium; à côté, asque et ascospore.

Des asques à bouchon apical et spores filamenteuses se retrouvent chez les *Vibrissea* qui sont des Discopodiens stipités-clavulés, à la façon des *Leotia*. Avec ces derniers, peut-être sont-ils eux aussi apparentés aux Ostropales, comme peuvent l'être les *Spathularia, Cudonia* et *Geoglossum* aux Hypodermales (?).

2. Les **Pézizéens operculés** sont considérés comme les plus «parfaits» des Discomycètes (ce qui, du point de vue biologique, a peu de sens) parce que parmi eux se trouvent les plus grandes et les plus belles espèces (Helvelles et Morilles), ainsi que les Truffes (Tubérales).

Leurs **ascocarpes** ont été probablement d'abord cupulés-stipités avec stipe plus ou moins long. A partir de là, chez la plupart des espèces, et notamment les plus petites, qui sont les plus nombreuses, une évolution régressive a progressivement supprimé le stipe, et transformé la cupule en une apothécie lenticulée, plus ou moins complètement sessile. Cette évolution a été poussée à l'extrême chez les classiques *Pyronema*, dont l'apothécie lenticulée n'a plus qu'une marge rudimentaire, qui disparaît à l'état adulte. Finalement, chez

l'*Ascocorticium albidum**, qui malgré sa simplicité n'est pas un Ascomycète primitif, l'apothécie s'est pratiquement réduite à un sous-hyménium formé d'hyphes, portant d'abord des paraphyses, ensuite une couche d'asques dont le développement fait disparaître les paraphyses.

Chez les autres espèces, de plus grande taille, le stipe a au contraire été conservé, mais au sommet la cupule s'est le plus souvent transformée en un chapeau (cas des *Verpa* et *Helvella*), puis en une tête globuleuse, garnie d'un réseau de plis (cas des Morilles et Morillons : g. *Morchella* et *Mitrophora*, sur lesquels les plis sont stériles).

Chez les Truffes (Tubérales), l'ascocarpe hypogé est une cupule presque close (orifice très réduit) remplie par les replis de l'hyménium, dont l'ensemble forme une «glèbe» fertile, contenant les asques. Ces Champignons dérivent probablement d'espèces cupuliformes typiques, aériennes, à orifice large et hyménium lisse : les *Galactinia* ou les *Lachnea* (cf. MALENÇON, 1938), et l'on observe chez eux l'évolution suivante :

1) orifice seulement rétréci; hyménium encore lisse : *Genea hispidula*, *Hydnocystis arenaria*; 2) hyménium plissé, à plis encore simples : *Pachyphloeus melanoxanthus*, *Stephensia bombycina*; 3) hyménium à plis ramifiés ou contournés, dans une cavité apothéciale encore reconnaissable : *Genea sphaerica*, *Pachyphloeus luteus*, *Tuber rufum*; 4) plis ramifiés et contournés, formant une glèbe compacte, dans laquelle ils sont représentés par des veines fertiles sombres, entre lesquelles la cavité apothéciale est réduite a des veines claires, contenant des bulles d'air (d'où leur couleur) : *Tuber nitidum*, *T. mesentericum*, *T. melanosporum*... Chez les *T. mesentericum* et *melanosporum*, l'enveloppe de l'apothécie (= péridium = excipulum) se réduit à un simple «voile» prosenchymateux caduc, qui disparaît très tôt, et il y a de multiples orifices : à l'orifice primaire s'ajoutent des orifices secondaires; les uns et les autres sont très petits.

L'**organisation des ascocarpes des Operculés** et leur ontogénie n'ont pas encore été suffisamment étudiées. Cependant, l'ontogénie de l'*Anthracobia nitida*, petite espèce cupulée-sessile, étudiée par DELATTRE-DURAND et PARGUEY-LEDUC (1979), permet de retrouver dans ces ascocarpes l'équivalent, semble-t-il, des mêmes formations que dans ceux des autres groupes parathéciens. D'après les dessins de ces auteurs, en effet (fig. 22) :

1) Au plus jeune des stades connus, une enveloppe gynocarpique contient un carpocentre et un filament ascogonial. Celui-ci est épais et vermiforme (scolécoïde, cf. *Ascobolus*); le carpocentre se compose d'une petite masse basale, portant le filament ascogonial, et de la doublure interne de l'enveloppe entourant celui-ci (fig. 22, A).

2) Plus tard, la cellule fertile du filament ascogonial engendre les filaments sporophytiques (pro-sporophyte); la partie basale du carpocentre devient un

* En réalité, bien que rangée autrefois dans le g. *Ascodesmis*, cette espèce n'est probablement pas dérivée d'une Pézize operculée.

ménisque sous-ascogonial : le reste se transforme en un tissu nourricier, entourant le sporophyte (fig. 22, B).

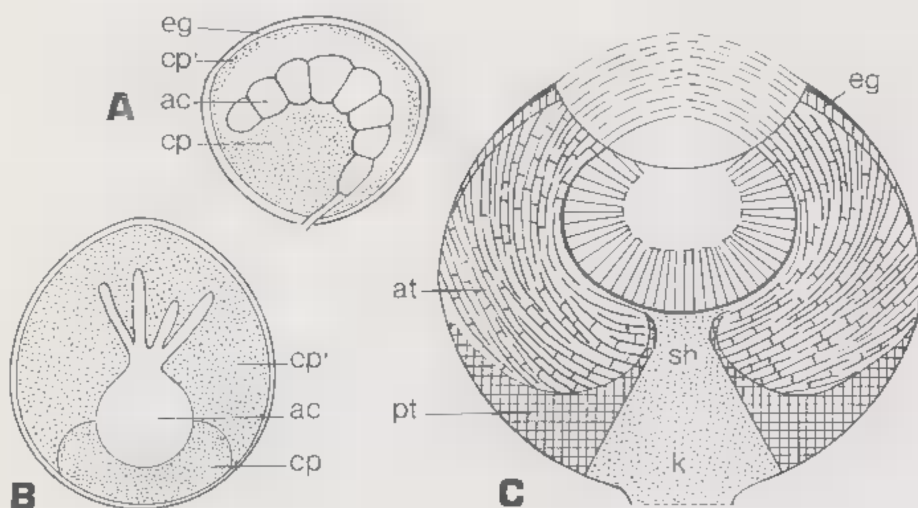


Fig. 22. — *Anthracobia nitida*. A. Premier stade; eg, enveloppe gynocarpique; cp et cp', partie basale et partie supérieure du carpocentre; ac, filament ascogonial; B. Second stade : l'appareil ascogonial (ac) engendre l'appareil sporophytique; la partie basale du carpocentre (cp) devient un ménisque sous-ascogonial (= sous-hyménial); sa partie supérieure (cp') forme un tissu nourricier (fugace); C. Stade sub-adulte : eg, restes de l'enveloppe gynocarpique; sh et k, sous-hyménium et podium; pt, parathécium; at, amphithécium (= appareil ogival).
(Schémas d'après les dessins de DELATTRE-DURAND et PARGUEY-LEDUC, 1979).

3) Plus tard encore, du ménisque sous-ascogonial dérivent une masse sous-hyméniale et son podium; autour se développe un parathécium porteur de filaments amphithéciaux. Ceux-ci, très nombreux, forment un appareil ogival (cf. *Arthopyrenia conoidea*, fig. 16, D) qui enveloppe la cavité apothéciale et l'hyménium. La résorption du sommet de cet appareil assure la déhiscence de l'ascocarpe (fig. 22, C).

On retrouve donc une enveloppe gynocarpique, un carpocentre, un parathécium et un amphithécium. Toutefois, la formation (**pt**) assimilée ici à un parathécium pourrait n'être qu'un anneau parathécioïde, sur lequel la formation ogivale (**at**) serait l'équivalent d'une simple couronne parathéciale.

D'autre part, la doublure (**cp'**) de l'enveloppe gynocarpique est en réalité formée de «filaments recouvrants», nés du pied du filament ascogonial, et de tels filaments, qu'on retrouve, par exemple, chez les *Pyronema* et les *Ascobolus*, sont comparables à ceux qui constituent l'ascothécie des Pyrénomycètes ascothéciens. On arrive ainsi à modifier l'interprétation de l'ascocarpe de l'*Anthracobia* de la façon suivante (fig. 23) :

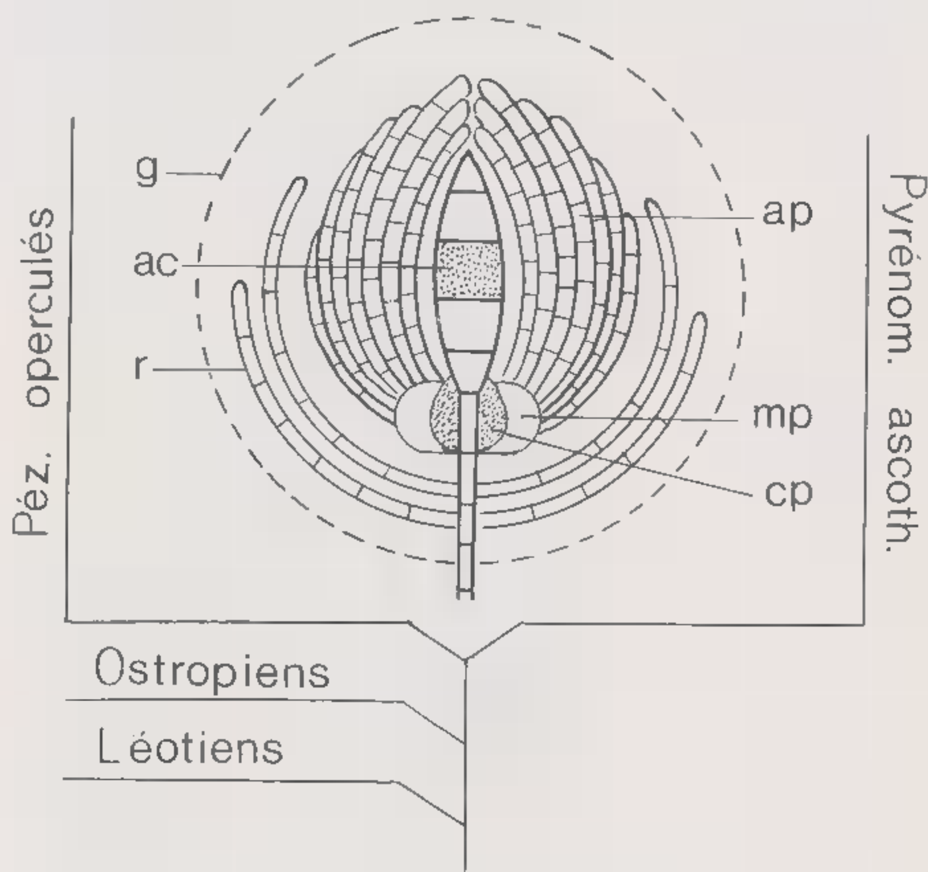


Fig. 23. — L'ascocarpe de l'*Anthracobia nitida* (schéma) et le groupe phylogénétique (?) des Ascomycètes à tractus apical. **g**, gynocarpe; **r**, filaments recouvrants; **cp**, carpocentre; **ap**, appareil parathécial ogival; **mp**, manchon parathécial; **ac**, ascogone.

A l'intérieur d'un gynocarpe (g), un filament ascogonial *(lato sensu)* porte successivement, de bas en haut : 1. des filaments recouvrants (r) qui contribuent à la formation de la paroi de l'ascocarpe; 2. les filaments, non pas simplement d'un carpocentre (cp), mais en outre d'un manchon parathécioïde (mp), sur lequel se développent les filaments d'un appareil amphithécioïde (ap), qui constitue l'appareil ogival; 3. enfin, en position terminale, l'ascogone proprement dit (ac), celui-ci porté par le carpocentre.

Selon cette interprétation, l'évolution qui a conduit aux Pézizéens operculés aurait comporté une extrême réduction du carpocentre au profit de l'appareil parathécioïde (ou parathécial, **mp** + **ap**) avec transformation de l'appareil amphithécioïde (ou amphithécial, **ap**) en un appareil ogival. Cela conduit à un schéma qui, approximativement, est celui des Pyrénomycètes ascothéciens, lesquels peuvent donc être apparentés aux Pézizéens operculés (fig. 23), ainsi que l'indiquent leurs asques, parfois pourvus d'un tractus apical.

Cette question sera reprise dans la troisième partie de ce mémoire, après l'étude de ces Pyrénomycètes.

Chez les formes stipitées, moins réduites que l'*Anthracobia*, c'est sans doute de l'appareil ogival que dérive la partie principale de l'apothécie (schéma, fig. 24).

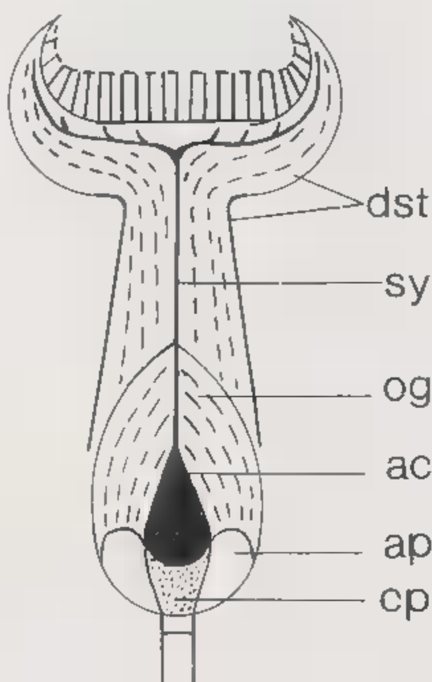


Fig. 24. — Origine possible du discocarpe des Pézizéens stipités. cp, carpocentre; ap, appareil parathécioïde (ou parathécial); og, formation ogivale; dst, discocarpe (apothécie) stipité; ac, appareil ascogonial; sy, appareil sporophytique.

BIBLIOGRAPHIE

BELLEMERE A., 1968 — Contribution à l'étude du développement de l'apothécie chez les Discomycètes inoperculés. *Bull. Soc. Myc. Fr.*, 83 : 395-929.

BOUDIER E., 1907 — Histoire et classification des Discomycètes d'Europe. Klincksieck édit., Paris.

BULLER A.H.R., 1934 — Researches on Fungi VI. Longmans, Green and Co. édit., Londres.

CHADEFAUD M., 1942 — Études d'asques I. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 89 : 58-61.

CHADEFAUD M., 1944 — Études d'asques IV. *Rev. de Mycol.*, 9 : 3-13.

CHADEFAUD M., 1960 — Les Végétaux non vasculaires (Cryptogamie), *in* CHADEFAUD M. et EMBERGER L., Traité de Botanique, Masson édit., Paris, T. 1, 1018 p.

CHADEFAUD M., 1973 — Les asques et la systématique des Ascomycètes. *Bull. Soc. Myc. Fr.*, 88 : 127-170.

CHADEFAUD M., 1975 — L'origine para-floridéenne des Eumycètes et l'archétype ancestral de ces Champignons. *Ann. Sc. nat., Botanique et Biologie végétale*, 16 : 217-247.

CHADEFAUD M., LETROUIT-GALINOU M.A. et FAVRE M.C., 1963 — Sur l'évolution des asques et du type archaéascé chez les Discomycètes de l'ordre des Lécanorales. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 257 : 4003-4005.

CHADEFAUD M., LETROUIT-GALINOU M.A. et JANEX-FAVRE M.C., 1967 — Sur l'origine phylogénétique et l'évolution des Ascomycètes des Lichens. *Bull. Soc. bot. Fr.*, Colloque sur les Lichens : 79-111.

CORNER E.J.H., 1930 - Studies in the morphology of Discomycetes. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 15 : 107-134 et 332-350.

DELATTRE-DURAND F. et PARGUEY-LEDUC A., 1979 — Développement et structure de l'apothécie de l'*Anthracobia nitida*. *Bull. Soc. Myc. Fr.*, 95 : 355-375.

DOGUET G., 1960 — Morphologie, organogénie et évolution nucléaire de l'*Epichloe typhina*. *Bull. Soc. Myc. Fr.*, 76 : 171-203.

DOPPELBAUR H.W., 1959 — Studien zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger endolitischen pyrenocarpen Flechten. *Planta*, 53 : 246-292.

HIGGINS B.B., 1920 — Morphology and life history of some Ascomycetes. *Amer. J. Bot.*, 7 : 435-444.

JANEX-FAVRE M.C., 1970 — Recherches sur l'ontogénie, l'organisation et les asques de quelques Pyrénolichens. *Rev. Bryol. et Lichénol.*, 37 : 421-650.

JANEX-FAVRE M.C., 1981 — Études ontogéniques chez le *Porina byssophila* (Pyrénolichen). II. Les périthèces. *Cryptogamie, Bryol. Lichénol.*, 2 : 253-275.

JONES S.G., 1925 — Life-history and cytology of *Rhytisma acerinum*. *Ann. Bot.*, 39 : 41-75.

LE GAL M., 1946 — Un pseudo-Discomycète : *Leotia batailleana* Bres. *Bull. Soc. Myc. Fr.*, 62 : 50-58.

LE GAL M., 1946 — Mode de déhiscence des asques chez les *Cookeina* et les *Leotia* et ses conséquences du point de vue phylogénétique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 222 : 755-757.

LETROUIT-GALINOU M.A., 1966 — Recherches sur l'ontogénie et l'anatomie comparées des apothécies de quelques Discolichens. *Rev. Bryol. et Lichénol.* 34 : 413-588.

MALENÇON G., 1938 – Les Truffes européennes. *Rev. de Mycol.*, 3 : 1-92.

NANNFELDT J.A., 1932 – Studien über die Morphologie und Systematik der nicht-lichenisierten inoperculaten Discomyceten. *Nova Acta Reg. Soc. Scient. Ups.*, 4 : 1-368.

PARGUEY-LEDUC A., 1966 – Recherches sur l'ontogénie et l'anatomie comparée des ascocarpes des Pyrénomycètes ascoloculaires. *Ann. Sc. nat., Bot.*, 12ème sér., 7 : 6-289.

PARGUEY-LEDUC A. et JANEX-FAVRE M.C., 1979 – Sur l'appareil apical, à anneau et tractus, du *Coniochaeta ligniaria* (Grev.) Traverso (Sordariale). *Rev. de Mycol.*, 43 : 329-340.

PARGUEY-LEDUC A. et JANEX-FAVRE M.C., 1980 – L'appareil apical de deux Diatrypales : étude ultrastructurale. *Cryptog., Mycol.*, 1 : 155-163.

REID J. et PIROZYNSKI K.A., 1966 – Notes on some interesting North American Fungi. *Can. J. Bot.*, 44 : 645-653.

STAHL E., 1877 – Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. Leipzig, I : 55 p. et II : 32 p.

POUVOIR ANTIBIOTIQUE D'*ARTHRINIUM AUREUM* CALVO ET *ARTHRINIUM PHAEOSPERMUM* (CORDA) ELLIS

par M.A. CALVO, M.A. VIA, R.M. ALIS et R.M. CALVO*

RÉSUMÉ. — Étude de l'influence du milieu sur les caractères morphologiques et le pouvoir antibiotique de trois souches d'*Arthrinium aureum* et une souche d'*Arthrinium phaeospermum*.

SUMMARY. — Study of growth factors affecting morphological properties and antibiotic capacity of three stains of *Arhtrinium aureum* and one of *A. phaeospermum*.

INTRODUCTION

Dans le département de Microbiologie de la Faculté de Pharmacie de l'Université de Barcelone (Espagne) on est en train d'étudier le genre *Arthrinium*. Il représente 0,4% de la totalité des champignons constituants de l'atmosphère de Barcelone (CALVO et al., 1980). Après avoir isolé et identifié une nouvelle espèce, *Arthrinium aureum* (CALVO et GUARRO, 1980), nous avons entrepris l'étude de ses caractéristiques morphologiques et sa capacité de produire l'inhibition d'autres microorganismes, comme d'autres auteurs l'ont déjà réalisé chez d'autres organismes (GANDY, 1970; GEZIORSKA, 1974 et WONG et KOEHLER, 1981).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude réalisée est destinée à préciser la détermination des caractéristiques morphologiques et la capacité antibiotique de trois souches d'*Arthrinium au-*

* Département de Microbiologie, Faculté de Pharmacie, Barcelone, Espagne.

reum isolées de l'air, du sol et du lait et une d'*Arthrinium phaeospermum* isolée de l'air. Nous avons cultivé les souches dans 62 milieux de culture, 60 constitués par un milieu base additionné de concentrations croissantes de facteurs de croissance suivants : extrait de malt (20, 15,10, 5,1 et 0,1 g/l), extrait de levure (20, 10, 5, 1 et 0,1 g/l), biotine (0,5, 0,1, 0,05, 0,02, et 0,01 g/l), tyrosine (1, 0,5, 0,2, et 0,01 g/l) et pantotenate calcique (5, 0,5, 0,1 et 0,01 g/l) et deux autres milieux de routine utilisés dans notre laboratoire : le milieu de Wickerham et «antibiotic medium num. 1» (Difco). La moitié des 60 milieux ont comme source de carbone le dextrose et les autres le saccharose. La composition du milieu base est : PO_4H_2K 1,5g; $SO_4Mg.7H_2O$ 0,5g; NO_3K 2,0g; Cl_3Fe 0,01g; carbohydrate 15g; agar 15g et eau distillée 1,0 l.

Lorsque les boîtes de Pétri sont préparées, on réalise l'inoculation des souches étudiées au centre et elles sont mises à incuber pendant 7 jours à quatre températures différentes : 15°C, 20°C, 28°C et à température ambiante pour établir aussi l'action de la température sur la croissance des souches.

Les caractères macroscopiques que nous avons considérés sont les suivants : production des gouttes d'exsudat, élaboration de pigment diffusible, diamètre des colonies, présence de mycélium blanc, formation de bords irréguliers et présence du revers foncé.

Le caractère microscopique plus important que nous avons considéré est le nombre, la situation et le diamètre des spores. Les microorganismes face auxquels on ■ essayé l'activité des souches du genre *Arthrinium* sont réunis dans le tableau 1.

Pour mieux voir la production des substances actives on a fait l'inoculation des souches suivant des méthodes différentes que nous avons dénommées A et B.

La méthode A citée par RAPER et THOM (1949), consiste à inoculer les souches du genre *Arthrinium* dans les boîtes de Pétri contenant le milieu de Wickerham et après deux jours d'incubation on met vis-à-vis de cette colonie les microorganismes gram positifs, gram négatifs, les champignons filamenteux et les levures déjà citées.

La production des substances actives se manifeste par la formation d'une zone d'inhibition de la croissance du microorganisme essayé près du front mycélien de la souche d'*Arthrinium*.

La base de la méthode B, est une modification de celle décrite par DABINETT et al. (1978). Nous avons préparé des suspensions titrées des microorganismes que nous avons incorporées dans le milieu de culture : agar extrait de malt à 2 % pour les champignons filamenteux et levures et «antibiotic medium num. 1» (Difco) pour les bactéries. Quand le milieu de culture est solidifié on dispose régulièrement sur lui des disques d'une culture des souches d'*Arthrinium* qui se sont développées dans les 62 milieux de culture déjà cités pendant 7 jours. Les boîtes de Pétri sont incubées à 37°C pendant 24 h pour les bactéries et les levures et à 28°C pendant 48-72 h pour les champignons. Nous considérons

Tableau 1. – Microorganismes face auxquels l'activité des souches du genre *Arthrinium* ■ été testée.

BACTÉRIES

Acinetobacter calcoaceticus (2)	*Proteus mirabilis (3)*
Aeromonas hydrophyla (3)	*Proteus mirabilis urée – (3)*
Bacillus cereus (2)	*Proteus morgani TDA – (3)*
Bacillus megaterium (2)	*Proteus rettgeri (3)*
Citrobacter freundii (2)	*Plesiomonas shigelloides (3)*
Enterobacter aerogenes (3)	*Pseudomonas aeruginosa (3)*
Enterobacter cloacae (3)	*Pseudomonas cepacia (3)*
Escherichia coli (2)	*Pseudomonas putida (3)*
Escherichia coli indol – (3)	*Salmonella arizonae (2)*
Escherichia coli urée + (3)	*Salmonella sp. (3)*
Escherichia coli AD (3)	*Salmonella sp. indol – (3)*
Hafnia alvei (3)	*Serratia marcescens (3)*
Klebsiella pneumoniae (3)	*Shigella sonnei (3)*
Klebsiella sp. VP – (3)	*Staphylococcus aureus (2)*
Micrococcus luteus (2)	*Yersinia enterocolitica (3)*
Proteus inconstans (3)	

LEVURES ET CHAMPIGNONS FILAMENTEUX

Aspergillus flavus (1)	*Cladosporium herbarum (1)*
Aspergillus fumigatus (1)	*Penicillium corylophilum (1)*
Aspergillus niger (1)	*Saccharomyces cerevisiae (1)*
Candida albicans (1)	*Trichophyton mentagrophytes (1)*

(1) Souches de la collection de cultures de la Faculté de Pharmacie de Barcelone (Espagne).
(2) Souches de la collection de cultures de Bilbao (Espagne).
(3) Souches de la collection API System (La Balme, France).



Photo 1. – Inhibition de la croissance d'*Aspergillus niger* par la méthode B.

le résultat positif lorsqu'on observe une zone d'inhibition autour du disque d'*Arthrinium* (Photo 1).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Après avoir étudié les résultats obtenus on peut dire que de tous les facteurs de croissance essayés, le plus favorable au développement des colonies, à la production de pigments et de gouttes d'exsudat des souches d'*Arthrinium* est l'extrait de malt à la concentration de 2 % et à 28°C.

Si nous considérons la source de carbone, on peut dire que le dextrose favorise mieux la croissance des colonies d'*Arthrinium* que le saccharose.

On ne voit pas des différences remarquables concernant la présence de mycélium blanc, la formation de bords irréguliers, le nombre, la situation et le diamètre des spores et enfin la présence de revers foncé.

Concernant la capacité antibiotique, les résultats obtenus par la méthode A sont résumés dans le Tableau 2. On peut voir que la souche d'*Arthrinium aureum* isolée du sol présente la plus grande activité sur les bactéries essayées. Elle est active sur 18 microorganismes.

La souche isolée de l'air est la deuxième avec une action sur 16 bactéries. Pour les deux autres souches l'activité est plus réduite avec 9 et 4 bactéries sensibles dans chaque cas. Seulement deux bactéries *Acinetobacter calcoaceticus* var. *anitratus* et *Proteus mirabilis* urée négatif ont été sensibles aux quatre souches d'*Arthrinium*.

Les souches d'*Arthrinium aureum* sont actives seulement vis-à-vis de *Penicillium corylophilum* et *Aspergillus flavus*.

De tous les milieux de culture essayés par la méthode B, ceux qui ont permis de détecter une plus grande activité des souches d'*Arthrinium aureum* sur les bactéries ont été ceux qui sont constitués par le milieu de base dont la source de carbone était le saccharose sans addition d'aucun facteur de croissance et ceux qui avaient comme source de carbone le dextrose enrichis avec 20 g/l d'extrait de levure, ou 0,1 g/l de biotine, ou d'extrait de malt aux concentrations de 20 g/l, ou 15 g/l ou 1 g/l. Dans le cas d'*Arthrinium phaeospermum* les meilleurs milieux de culture pour l'expression de son activité sur les bactéries ont été le milieu de base constitué par le dextrose et l'addition de 1 g/l de tyrosine ou d'extrait de malt aux concentrations de 10 g/l ou 0,1 g/l. Les milieux de culture qui ont donné une plus grande activité sur les levures et les champignons filamenteux ont été, pour les souches d'*Arthrinium aureum*, le milieu de base dont la source de carbone est le dextrose et l'addition de 1 g/l d'extrait de levure ou 0,05 g/l de tyrosine ou de la biotine aux concentrations de 20 g/l, 15 g/l ou 0,1 g/l. Aussi les milieux de culture constitués par le saccharose et enrichis avec 20 g/l d'extrait de malt ou 0,1 g/l d'inositol ont permis aux souches d'*Arthrinium aureum* de montrer une plus grande activité sur les levures et champignons filamenteux essayés.

Tableau 2. — Résultats obtenus par la méthode A.

Acinetobacter calcoaceticus	+	+	+	+
Aeromonas hydrophyla	−	−	+	−
Bacillus cereus	+	−	+	−
Bacillus megaterium	+	−	−	−
Citrobacter freundii	−	−	−	−
Enterobacter aerogenes	−	+	−	−
Enterobacter cloacae	−	−	−	−
Escherichia coli	+	−	−	−
Escherichia coli indol −	−	−	+	−
Escherichia coli urée +	+	−	+	−
Escherichia coli AD	−	−	+	−
Hafnia alvei	−	−	+	−
Klebsiella pneumoniae	−	+	+	−
Klebsiella sp. VP −	+	−	+	−
Micrococcus luteus	+	−	+	−
Plesiomonas shigelloides	−	−	−	−
Proteus inconstans	−	−	−	−
Proteus mirabilis	+	−	−	−
Proteus mirabilis urée −	+	+	+	+
Proteus morgani TDA −	−	−	+	−
Proteus rettgeri	+	+	−	−
Pseudomonas aeruginosa	+	+	−	+
Pseudomonas cepacia	+	+	+	−
Pseudomonas putida	+	+	+	+
Salmonella arizonae	−	−	−	−
Salmonella sp.	−	−	−	−
Salmonella sp. indol −	+	−	+	−
Serratia marcescens	−	−	−	−
Shigella sonnei	−	−	−	−
Staphylococcus aureus	−	−	−	−
Yersinia enterocolitica	−	−	−	−
Aspergillus flavus	+	+	+	+
Aspergillus fumigatus	−	−	−	−
Aspergillus niger	+	+	+	+
Cladosporium herbarum	+	+	+	+
Penicillium corylophilum	+	+	+	+
Trichophyton mentagrophytes	+	+	−	−
Candida albicans	−	−	−	−
Saccharomyces cerevisiae	−	−	−	−

+ : inhibition; − : no inhibition. A1 : *Arthrinium aureum* (air); A2 : *Arthrinium aureum* (lait); A3 : *Arthrinium aureum* (sol); A4 : *Arthrinium phaeospermum* (air).

Pour la souche d'*Arthrinium phaeospermum* le milieu avec dextrose et additionné de 0,2 g/l ou 0,01 g/l de tyrosine et aussi l'addition de biotine aux concentrations de 0,05 g/l ou de 0,01 g/l permet de montrer sa plus grande activité sur les levures et les champignons filamenteux.

De tous les résultats obtenus on peut déduire que le dextrose favorise l'activité de toutes les souches d'*Arthrinium* essayées. Les souches d'*Arthrinium aureum* sont les plus actives et l'extrait de malt est le facteur de croissance qui favorise le mieux cette activité et ainsi qui permet le meilleur développement des colonies et la production de pigment (van EIJK, 1975). La relation entre la production de pigment et d'antibiotique a été déjà montrée par WONG et al. (1981) avec *Monascus purpureus*.

BIBLIOGRAPHIE

CALVO M.A., J. GUARRO, G. SUAREZ et C. RAMIREZ, 1980 — Airborne fungi in the air of Barcelona (Spain). IV. Various isolated genera. *Mycopathologia* 71 : 119-123.

CALVO M.A. et J. GUARRO, 1980 — *Arhtrinium aureum* sp. nov. from Spain. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 75 (1) : 156-157.

DABINETT P.E. et WELLMAN A.M., 1978 - Numerical taxonomy of certain genera of fungi imperfecti and Ascomycotina. *Can. Journ. Bot.* 56 (17) : 2031-2049.

EIJK G.W., van, 1975 — Bostrycin, a tetrahydroantraquinone pigment and some other metabolites from the fungus *Arthrinium phaeospermum*. *Experientia* 31 : 783.

ELLIS M.B., 1971 — Dematiaceous Hyphomycetes. Kew. Commonwealth Mycological Institute.

GANDY D.G., 1979 — Inhibition of *Mycogone perniciosa* growth by *Acremonium strictum*. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 72 (1) : 151-154.

GEZIORSKA Z., 1974 - Ways affecting *Thielaviopsis basicola* by some antagonistic fungi. *Pam. Pulawski* 60 : 201-214.

RAPER K.B. et THOM C., 1949 — A manual of Penicillia. Williams and Wilkins Co. Baltimore.

WONG H.C. et KOEHLER P.E., 1981 — Production and isolation of an antibiotic from *Monascus purpureus* and its relationship to pigment production. *J. Food Sci* 46 (2) : 589-592.

SOME CULTURAL CONDITIONS THAT CONTROL PRODUCTION OF RORIDIN E AND SATRATOXIN H BY *STACHYBOTRYS CHARTARUM*

par I.A. EL-KADY & M.H. MOUBASHER*

SUMMARY. — *Stachybotrys chartarum* (isolate No 128) successfully produced satratoxin H and one of the highly cytotoxic compounds, roridin E. Biosynthesis of both the toxic substances was markedly affected by the composition of culture medium, pH, temperature as well as incubation period. Medium of the following composition was favourable for the production of satratoxin H and roridin E : sucrose, 30; $(NH_4)_3PO_4$, 2.0; KH_2PO_4, 1.0; $MgSO_4$, 0.5; KCl, 0.5; glutamine, 1.0; $FeSO_4$, 0.01 (g/l, distilled water). Production of both roridin E and satratoxin H was maximal at pH 7 and 30°C, and after incubation period of 12 days for the former and 16 days for the latter.

RÉSUMÉ. — *Stachybotrys atra* (isolat No 128) produit de la satratoxine H et un autre composé toxique, la roridine E. La biosynthèse des deux substances dépend du milieu de culture, du pH, de la température et de la durée d'incubation. Le milieu le plus favorable est composé de : saccharose : 30; $(NH_4)_3PO_4$: 2; KH_2PO_4 : 1; $MgSO_4$: 0,5; KCl : 0,5; glutamine : 1, $FeSO_4$: 0,01 g/litre d'eau distillée. La production des deux substances est maximum à pH 7 et à 30°C, après une incubation de 12 jours pour la roridine E et de 16 jours pour la satratoxine H.

I. — INTRODUCTION

Verrucarins and roridins are macrocyclic diesters and triesters of verrucarol belonging to the trichothecene-type toxins. The substances are metabolites of closely related soil fungi, *Myrothecium roridum* Tode ex Fr. and *Myrothecium verrucaria* (Alb. et Schwein) Ditmer ex Fr. (BAMBURG & STRONG, 1971). Recently EPPLEY et al. (1977) reported production of roridin E, verrucarin J

* Botany Department, Faculty of Science, Assiut University, Assiut, Egypt.

CRYPTOGAMIE, MYCOLOGIE *(Cryptog., Mycol.),* TOME 3 (1982).

and satratoxin H by *Stachybotrys atra*. All trichothecene-type toxins have some biological activities but roridins and verrucarins are the more potent. These compounds are reported to possess antibacterial activity (HARRI et al., 1962), fungistatic properties (LOEFFLER et al., 1964; BAMBURG & STRONG, 1971), insecticidal activity (KISHABA et al., 1962). These compounds, as reported by HARRI et al. (1962) are among the most active cytostatic agents known. In a previous study (EL-KADY & MOUBASHER, 1981), 164 different isolates belonging to *Stachybotrys chartarum* were screened for their respective mycotoxins. Fifty-four isolates among them proved to produce at least one of the following toxins : verrucarol, verrucarine J, roridin E and satratoxin H.

In spite of the accumulating literature of trichothecene-type mycotoxins produced by *Fusarium* fungi, studies on physiological and biochemical aspects of trichothecenes produced by *Stachybotrys* fungi are few. In this study, the role of some factors that influence production of both roridin E and satratoxin H with a locally isolated strain of *Stachybotrys chartarum* was aimed. The isolate used in this study was found to be the most active for production of both roridin E and satratoxin H among varieties of the different isolates tested.

II. — MATERIALS AND METHODS

Organism

Stachybotrys chartarum isolate No 128 was selected from fifty-four toxigenic isolates as a high producer of both satratoxin H and roridin E (EL-KADY & MOUBASHER, 1981).

Cultivation

The fungus was inoculated into autoclaved (121°C, 20 min., 15 lb/in^2) 250-ml Erlenmeyer flasks containing 50 ml of the desired medium. After inoculation with two ml inoculum suspension of two week-old cultures of the pure organism, the flasks were incubated at 28°C, or other mentioned temperatures, for 10 days without shaking.

Preparation of the crude toxin

The method described by UENO et al. (1970), for preparation of *Fusarium* toxin was applied. After incubation, cultures were filtered using vacuum and four layers of cheescloth on Buchner funnel. After washing with 10-15 ml distilled water, the filtrate was mixed with 1% (w/v) of active charcoal, and after standing overnight at 4°C, the charcoal was filtered and immersed in about 10-15 ml of methanol for about 12 h. After filtration of the charcoal, the methanol was evaporated to dryness, and materials remained were referred to as «crude toxin».

Quantitative analysis of the toxins.

The amounts of the toxins were determined by the preparative thin-layer chromatographic technique with authentic samples as controls. A known volume of the methanol eluate was separated using chloroform-methanol (98 : 2, v/v) as solvent system. After development the bands containing the toxins were outlined under long ultraviolet irradiation (365 nm), scraped off, and eluted with methanol. The methanol extract was completed to certain volume with methanol. The exact concentration of each toxin was then determined after making the necessary dilution by ultraviolet spectrophotometric measurement at 262 nm for roridin E and 252 nm for satratoxin H (EPPLEY et al., 1977).

III. — RESULTS

Role of different carbon sources.

Carbon source	Mycelial dry weight (g/100 ml medium)	Roridin E (mg/l)	Satratoxin H (mg/l)
Arabinose	0.073	1.2	1.0
Glucose	0.065	1.6	---
Fructose	0.122	2.2	—
Mannose	0.090	1.6	2.5
Lactose	0.064	1.1	---
Sucrose	0.190	2.4	2.8
Maltose	0.490	2.2	—
Raffinose	0.125	0.9	1.2
Starch	0.495	1.5	1.7
Mannitol	0.308	2.0	1.0
Acetate	0.068	0.5	—
Fumarate	0.115	0.5	0.5
Malate	0.322	---	---
Oxalate	0.386	—	---
Citrate	0.055	---	1.2
Pyruvate	0.500	---	---

Table 1. — Production of satratoxin H, roridin E by *Stachybotrys chartarum* (isolate No 128) as affected by the nature of carbon source.

The present investigation was started by studying the role of carbon sources on the production of both roridin E and satratoxin H by the experimental organism. Czapek's medium of the following composition was used as starting culture medium : glucose, 10; $NaNO_3$, 2; KH_2PO_4, 1; KCl, 0.5; $MgSO_4$, 0.5; $FeSO_4$, 0,01 (g/l of distilled water). The medium was adjusted to pH 6.5 before sterilization. The cultures were incubated for 10 days at 28°C without shaking. Different carbon sources tested were added as equivalent to 10 gram glucose per liter. Table 1, shows that the different carbon sources supported the growth of the fungus with varying degrees, very weak growth was observed when pyruvate, citrate, acetate, lactose, glucose, arabinose or mannose was used as the sole carbon source. Best mycelial growth was obtained using starch or maltose followed by oxalate, malate or mannitol, respectively. Although oxalate and malate supported fairly good growth, yet none of them was suitable for detectable amount of either satratoxin H or roridin E. In case of glucose, fructose, lactose, maltose or acetate, only roridin E was detected. Also in case of citrate only satratoxin H was detected as a single and final product. Both satratoxin H and roridin E were detected when arabinose, mannose, sucrose, raffinose, starch, mannitol and fumarate were used as carbon sources. However, sucrose proved to be superior, since it supported the highest yield of satratoxin H and roridin E.

Variation of sucrose concentration affected both mycelial growth and toxin production. Maximum production of satratoxin H (4.6 mg/l), roridin E (3.1mg/l) and fungal growth (0.310 g/100 ml medium) were obtained at 30, 50 and 50 g/l of sucrose concentration respectively.

Role of different nitrogen sources.

Czapek's medium with sucrose (30 g/l) as carbon source was used during this study. The different nitrogen sources were added as nitrogen equivalent to 2 g/l of $NaNO_3$. As shown in Table 2, both ammonium nitrogen and nitrate nitrogen were utilizable and suitable for mycelial growth and toxins production, but $Ca(NO_3)_2$ supported good mycelial growth with no toxins production. Also $NaNO_2$ and yeast extract supported a good mycelial growth only with no toxins produced. Peptone, ammonium sulphate and ammonium chloride were favourable for mycelial growth and roridin E production. On the other hand, ammonium phosphate was the best nitrogen source for both roridin E and satratoxin H production.

Elevation of nitrogen level between 0.5 and 2.0 g/l of ammonium phosphate, exerted a rise in the production of roridin E and satratoxin H (2.8 to 5.1 mg/l and 3.1 to 5.5 mg/l, respectively) followed by a sharp decrease in the yields of both toxins between 3 and 6 g/l of ammonium phosphate. However, growth increased regularly with the increase of nitrogen concentration reaching its maximum at 4 g/l (0. 384 g/l), which followed by a slight decrease at 6.0 g/l (0.262 g/l).

Nitrogen source	Mycelial dry weight (g/100 ml medium)	Roridin E (mg/1)	Satratoxin H (mg/1)
Control (nitrogen source omited)	0.094	---	---
$NaNO_3$	0.255	3.4	4.5
KNO_3	0.145	3.6	4.4
$Ca(NO_3)_2$	0.220	---	---
NH_4NO_3	0.135	2.2	3.1
$NaNO_2$	0.156	---	---
NH_4Cl	0.174	3.2	---
$(NH_4)_2SO_4$	0.166	3.8	---
$(NH_4)_3PO_4$	0.292	4.8	5.1
Yeast extract	0.308	---	---
Peptone	0.350	2.8	---

Table 2. — Production of satratoxin H and roridin E by *Stachybotrys chartarum* (isolate No 128) as affected by the type of nitrogen source.

Effect of hydrogen ion concentration.

Modified medium of sucrose (30 g/l) and ammonium phosphate (2 g/l) as carbon and nitrogen sources were used during this study. The results of Table 3 reveal the detection of a new trichothecene-type substance, when *S. chartarum* was grown at pH values ranging from 7.5 to 10. This substance was identified by thin-layer chromatographic analysis as verrucarol (fig. 1). Concentration of satratoxin H increased with the increase of pH value, reaching maximum at pH 7, then gradually diminished. Roridin E production also increased gradually reaching maximum at pH 7, followed by a sharp decline which was associated with the appearance of verrucarol which had its maximum yield at pH 9.

pH value	Mycelial dry weight (g/100 ml medium)	Roridin E (mg/l)	Satratoxin H (mg/l)	Verrucarol
4.0	---	---	—	---
4.5	0.095	---	2.1	---
5.0	0.110	0.5	4.0	—
5.5	0.122	2.1	4.2	---
6.0	0.156	4.0	4.8	—
6.5	0.285	5.1	5.3	---
7.0	0.340	5.4	5.9	---
7.5	0.380	2.4	3.4	+
8.0	0.390	1.8	2.0	++
8.5	0.390	1.6	1.8	+++
9.0	0.360	1.6	1.5	++++
9.5	0.310	---	---	+++
10.0	0.280	—	---	+

Table 3. – Production of roridin E and satratoxin H by *Stachybotrys chartarum* (isolate No 128) as affected by variation of pH values of the culture medium.

Role of amino acids and derivatives.

As shown in Table 4, all amino acids and derivatives tested promoted mycelial growth (with the exception of cysteine which retarded both mycelial growth and toxins production). However, most of the amino acids did not noticeably affect toxins production. Glutamic acid was the best amino acid for mycelial growth, while glutamine was the most suitable for roridin E and satratoxin H production (7.6 and 6.2 mg/l, respectively).

Effect of incubation temperature.

The fungal growth and toxins production were investigated at different temperatures ranging from 5 to 45°C. Mycelial growth, roridin E and satratoxin H formation increased parallel with the increase of incubation temperature reaching maxima at 30°C (1.47 g/l, 7.5 mg/l and 6.3 mg/l, respectively). With

Amino acids (1g/1)	Mycelial dry weight (g/100 ml medium)	Roridin E (mg/1)	Satratoxin H (mg/1)
Control (without amino acids)	0.360	5.6	5.9
Lysine	0.920	7.2	4.2
Asparagine	0.900	5.7	3.3
Serine	0.688	6.2	4.2
Glycine	0.852	5.5	3.4
Arginine	0.980	5.7	5.8
Leucine	0.925	7.0	5.8
Valine	0.712	7.4	4.9
Norvaline	0.685	4.3	3.7
Alanine	0.828	6.1	4.3
Phenylalanine	0.746	6.8	4.5
Glutamic acid	1.484	6.2	4.4
Glutamine	1.388	7.6	6.2
Cysteine	0.308	4.1	1.2

Table 4. – Production of roridin E and satratoxin H by *Stachybotrys chartarum* (isolate No 128) as affected by the addition of some amino acids.

the elevation of temperature, mycelial growth as well as toxins production decreased sharply. No growth was detected at 5°C and 45°C.

Effect of incubation period.

Data presented in Table 5 show mycelial growth and toxins production of *S. chartarum* when grown for different time intervals on the modified culture medium adjusted to pH 7 at 30°C. Under these conditions, the mycelial growth increased as the culture aged, reaching maximum after ten days, followed by a decline with the lengthening of incubation period. A maximum concentration of roridin E was recorded after 12 days of incubation. Thereafter, the concen-

Incubation period (days)	Mycelial dry weight (g/100 ml medium)	Roridin E (mg/l)	Satratoxin H (mg/l)
2	0.035	0.7	---
4	0.246	2.9	0.5
6	0.464	4.1	1.9
8	1.200	5.2	2.8
10	2.020	6.7	4.2
12	1.875	8.9	4.5
14	1.612	7.3	5.6
16	1.274	5.4	7.6
18	0.724	3.1	4.8
20	0.226	1.7	2.4

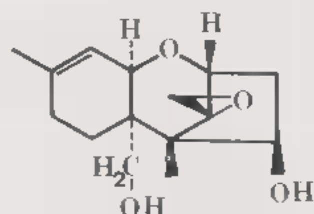
Table 5. — Production of roridin E and satratoxin H by *Stachybotrys chartarum* (isolate No 128) at various incubation periods.

tration declined regularly with the lengthening of incubation period so that less than 20% of the maximum was estimated after 20 days of incubation. Satratoxin H was not detected before four days of incubation, and its concentration regularly increased with the increase of incubation period, so that the maximum was reached after 16 days of incubation. After longer periods it sharply fell off so that only 31 % of the maximum was estimated after 20 days.

IV. — DISCUSSION

There were noticeable differences in both mycelial growth and toxins production with different carbon sources tested. Carbon sources affected growth or toxins production independently. For example, malate and oxalate supported fairly good mycelial growth, but failed to support any detectable amount of either satratoxin H or roridin E. On the reverse, arabinose, glucose, mannose or citrate supported toxins production rather than mycelial growth. Using glucose, fructose, mannose, lactose or acetate, only roridin E was detected as single

and final end product, which means that these compounds are unfavourable for the bioconversion of roridin E to satratoxin H. Recently, EPPLEY et al. (1977) proposed that roridin E is the precursor of satratoxin H and the former is transformed to the latter by two biological steps, addition of a hydroxyl group on C-12' and dehydrogenative ring formation between C-6' and C-12' of roridin E, (fig. 1). Using citrate as the sole carbon source, only satratoxin H was detected and this means that citrate stimulated the enzymatic system(s) responsible for the transformation of roridin E to the final end product satratoxin H. Increasing the initial concentration of sucrose resulted in a regular increase of both fungal growth and satratoxin H biosynthesis, reaching maxima at 50 and 30 g/l respectively. However, roridin E production was more or less unaffected by variation of sucrose concentration.



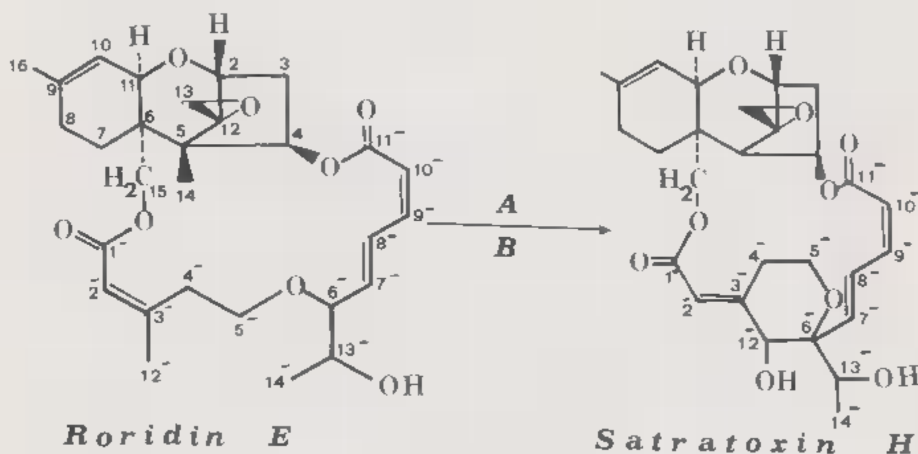


Fig. 1. – Chemical structure of verrucarol and the proposed biological steps for the transformation of roridin E to satratoxin H. A : Addition of a hydroxyl group on C-12'. B : Dehydrogenative ring formation between C-6' and C-12' of roridin E.

Ammonium nitrogen and nitrate nitrogen were suitable for mycelial growth as well as for roridin E production but with various degrees. However $Ca(NO_3)_2$ supported fungal growth rather than toxin formation. Maximum yields of roridin E and satratoxin H were obtained using $NaNO_3$, KNO_3 and $(NH_4)_3PO_4$, but ammonium phosphate was superior.

Reports on trichothecenes production by *Stachybotrys* fungi are few to make a conclusion as to the condition favourable for such production. However, the best carbon sources for *Fusarium poae* and *Fusarium sporotrichioides*, reported as trichothecene-type mycotoxin producers, were starch and glucose. Best results among inorganic substances were obtained with ammonium sulphate and sodium nitrate (JOFFE, 1971). According to BILAJ & PIDOPLICHKO (1970) the following carbohydrates favoured toxin production by *S. alternans* (toxin not identified) : arabinose, galactose, starch, glucose, sucrose, maltose, raffinose, cellobiose and dextrin.

Using ammonium phosphate as nitrogen source, variation of the nitrogen level of the culture medium between 0.5-2.0 g/l, induced an increase in the formation of both roridin E and satratoxin H, followed by a sharp decline at higher levels (3-6 g/l).

Since $(NH_4)_3PO_4$ was recorded superior than any other ammonium nitrogen sources tested (ammonium sulphate and ammonium chloride) it is thus possible that the phosphate radicle played an important role in toxin biosynthesis. In this respect ACHILLADELIS & HANSON (1967), and ACHILLADELIS et al. (1970), reported incorporation of mevalonic acid and farnesol pyrophosphate into trichothecene-type mycotoxins (trichodermol, trichothecin and trichothecolone) which indicates that a 6,7-trans-farnesol pyrophosphate is a precursor of these compounds.

Variation of pH of the culture medium affected toxins production in a different manner. Satratoxin H increased with the increase of pH values reaching maximum at pH 7. This indicated that the optimal pH for the bioconversion of roridin E to the end product satratoxin H is around neutrality. Also roridin E production reached maximum 5.4 mg/l at pH 7, followed by a sharp decrease at higher pH values, which was associated with the appearance of verrucarol. As has been established, all roridins and verrucarins are macrocyclic esters of 4,15-dihydroxy-12,13-epoxy-Δ^9-trichothecene (verrucarol). All roridins are formed via the ester formation between the free hydroxyl groups of verrucarol (C-4 and C-15) and the dicarboxylic groups of roridinic acid (or derivatives) (BOHNER & TAMM, 1966; ZURCHER & TAMM, 1966). Two postulates may be put forward for explaining the decrease of roridin E accompanied by increase and accumulation of verrucarol at high pH values. Firstly the chemical hydrolysis of the macrocyclic is enhanced at high pH values leading to the accumulation of verrucarol, which presumably proceeds during fungal growth. The second is that the enzymatic diester formation achieved between verrucarol and roridinic acid derivative is retarded at alkaline pH.

All amino acids and derivatives tested (except cysteine) promoted mycelial

growth but almost with no qualitative differences in toxins production. Serine, leucine, alanine, phenylalanine, valine and glutamine promoted the formation of toxins especially roridin E. UENO et al. (1970) using a strain of *Fusarium nivale* (Fn-2B), reported that among the amino acids tested, phenylalanine, tryptophan and methionine, promoted the formation of fusarenone-x, ■ cytotoxic mycotoxin of trichothecene -type. BILAJ, (1953) stated that aspartic acid, glutamic acid and their amides, alanine and glycol, all provide suitable source of nitrogen for toxin production by *Fusarium* species of the section Sporotrichiella; the toxin was identified later as trichothecene-type mycotoxin (PALTI, 1978).

Incubation temperature proved to be an important factor in toxin production by the experimental organism. 30°C was the optimum for both mycelial growth and toxins production. BOHNER et al. (1965) reported successful production of roridin E (2.2 mg/l) when *Myrothecium roridum* was cultivated at 27°C in submerged culture. KORPINEN et al. (1974), reported the production of cytotoxic toxins (toxins not identified) by *Stachybotrys alternans* grown on Czapek's medium supplemented with thiamine, and nicotinic acid and incubated at 22°C for 4-6 weeks.

The time of harvesting of the culture medium is a decisive factor of the production of both satratoxin H and roridin E. The yield of roridin E reached maximum after 12 days of incubation and of satratoxin H after 16 days. The delay of satratoxin H maximum production four days later than that of roridin E is reasonable since satratoxin H is derived from roridin E as shown in fig. 1, (EPPLEY et al., 1977).

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are greatly indebted to Prof. Dr. Th. TAMM, Professor of Chemistry, Institut für Organische Chemie, Der Universität Basel and Dr. R.M. EPPLEY, Bureau of Food, Department of Health, Education and Welfare, Food and Drug Administration, Washington, for kindly supplying mycotoxins standards.

BIBLIOGRAPHIE

ACHILLADELIS B. & HANSON J.R., 1967 – The role of farnesyl pyrophosphate in the biosynthesis of trichothecin. *Chem. & Ind.* (London), 1643.

ACHILLADELIS B., ADAMS P.M. & HANSON J.R., 1972 – Studies in terpenoid biosynthesis. Part VIII. The formation of trichothecane nucleus. *J. Chem. Soc. Perkin* I, 1425-1428.

BAMBURG J.R. & STRONG F.M., 1971 – 12,13-Epoxytrichothecenes. p. 207-292, in KADIS S., CIEGLER A. & AJL S.J. (Eds.) : Microbial Toxins, Vol. VII, Academic Press, New York.

BILAJ, V.I., 1953 – Toxic fungi on grain of cereal crops. p. 1-93, *Publ. Acad. Sci. Ukr.*

SSR Kiev. (Russ.).

BILAJ V.I. & PIDOPLICHKO N.M., 1970 Toxicogenic microscopical fungi. *Acad. Nauk Ukr. SSR, Naukova Dumka, Kiev.* 132-145 (Russ.).

BOHNER B. & TAMM C., 1966 – Die konstitution von roridin A. *Helv. Chim. Acta*, 49 : 2527.

BOHNER B., FETZ E., HARRI E., SIGG H.P., STOLL C. & TAMM C., 1965 – Uber die isolierung von verrucarin H, verrucarin J, roridin D und roridin E aus *Myrothecium*-Arten. *Helv. Chim. Acta.* 48 : 1079-1087.

EL-KADY I.A. & MOUBASHER M.H., 1981 – Toxigenicity and toxins of *Stachybotrys* isolates from wheat samples in Egypt. *Experimental Mycology* 5 : (in press).

EPPLEY R.M. & BAILEY W.J., 1973 – 12,13-Epoxy-Δ^9-trichothecenes as the probable mycotoxins responsible for stachybotryotoxicosis. *Science* 181 : 758-760.

EPPLEY R.M., MAZZOLA E.P., HIGHET R.T. & BAILEY W.J., 1977 – Structure of satratoxin H, a metabolite of *Stachybotrys atra*. Application of proton and carbon-13 nuclear magnetic resonance. *J. Org. Chem.* 42 : 240-243.

HARRI E., LOEFFLER W., SIGG H.P., STAHELIN H, STOLL C., TAMM C. & WIESINGER D., 1962 – Uber die verrucarine und roridine, eine gruppe von cytostatisch hockwirksamen antibiotica aus *Myrothecium*-Arten. *Helv. Chim. Acta.* 45 : 839-853.

JOFFE A.Z., 1971 – Alimentary toxic aleukia, *in* KADIS S., CIEGLER A. & AJL S. (Eds.) : Microbial Toxins, p. 137-189, vol. VIII, Academic Press, New York.

KISHABA A.N., SHANKLAND D.L., CURTIS R.W. & WILSON M.C., 1962 – *J. Econ. Entomol.* 55 : 211. Cited in BAMBURG J.R. & STRONG F.M., 1971.

KORPINEN E.L., KURKINENE M., NUMMI M. & ENARI T.M., 1974 – Studies on *Stachybotrys alternans*. III. Chromatographic separation and tissue culture toxicity test of stachybotryotoxins. *Acta Pathol. Microbiol. Scand., Section B*, 82 : 7-11.

LOEFFLER W., MAULI R., RUSCHE M.E. & STAHELIN H., 1964 – French Patent, 1, 372, 122; *Chem. Abstract* 1965-62 : 5856 d.

PALTI J., 1978 – Toxigenic *Fusaria*, their distribution and significance as cause of disease in animal and man. Verlag Paul Parey (Publ.) Berlin und Hamburg. 110 p.

UENO Y., ISHIKAWA Y., SAITO-AMAKAI K. & TSUNODA H., 1970 – Environmental factors influencing the production of fusarenon-x, a cytotoxic mycotoxin of *Fusarium nivale* Fn-2B. *Chem. Pharm. Bull.* 18 : 304-312.

ZURCHER W. & TAMM C., 1966 – Isolierung von 2'-dehydroverrucarin A als metabolit von *Myrothecium roridum* Tode ex Fr. Gattungstypus Fries. *Helv. Chim. Acta.* 49 : 2594.

ÉTUDE DE LA MYCOFLORE DES RACINES DE MARCOTTES DE POMMIER CULTIVÉES SUR BROUILLARD NUTRITIF

par A. BRETON & F. ZANETTE*

RÉSUMÉ. — La mycoflore du système racinaire issu de marcottes de pommier cultivées sur brouillard nutritif comporte des saprophytes et des parasites d'équilibre appartenant notamment aux genres *Cylindrocarpon*, *Fusarium*, *Phoma* et *Pythium*. A la faveur d'un déséquilibre physiologique des marcottes, ces organismes peuvent intervenir dans la décomposition d'une première vague de racines néoformées à laquelle fait suite une seconde vague de racines résistantes.

SUMMARY. — On the roots born of apple-tree's layers cultivated in a nutrient spray fungi grow, which are composed of saprophytes and weak parasites, specially *Cylindrocarpon*, *Fusarium*, *Phoma* and *Pythium*. When a lack of balance appears in the physiological conditions of layers, these fungi may have a part in the rot of the first new roots, followed by a second and resistant roots production.

INTRODUCTION

Par rhizosphère *sensu lato*, le microbiologiste du sol désigne l'ensemble des microhabitats situés à l'interface sol-racine où les interactions entre les micro-organismes saprophytes du sol et la plante présentent l'intensité maximale (DOMMERGUES, 1975). Cette rhizosphère comprend trois zones :

- La rhizosphère *sensu stricto*, zone tellurique d'influence des racines dans laquelle diffusent les exsudats issus de la plante.
- Le rhizoplan, zone constituée par la surface des racines et le mucigel.
- L'endorhizosphère constituée par les cellules du cortex racinaire envahies par les micro-organismes saprophytes.

* Laboratoire de Biologie et Physiologie végétales, 4 rue Ledru, 63000 Clermont-Ferrand.

Cette notion de rhizosphère s'applique non seulement aux racines des plantes vivant sur des sols exondés mais aussi au système racinaire des végétaux aquatiques. En milieu artificiel sans sol, c'est-à-dire culture de végétaux sur brouillard nutritif en caissons (LAMOND, 1977), le concept de rhizosphère diffère de ce qu'il est en milieu naturel. En caisson, la rhizosphère *sensu stricto*, en tant que zone d'influence des exsudats racinaires sur une micropopulation, n'existe pas; elle fait place à un brouillard nutritif. En revanche le rhizoplan et l'endorhizosphère conservent leur structure et peuvent dans leurs relations avec les micro-organismes être étudiés semble-t-il plus facilement.

Mettant à profit des recherches sur la physiologie du développement de marcottes de pommier en culture sur brouillard nutritif, nous avons entrepris une étude de la population fongique présente sur les racines de ces végétaux qui sont toutes engendrées à l'intérieur des caissons à brouillard.

Après ablation de toutes les racines formées dans le sol, la rhizogenèse des marcottes mises en culture sur brouillard nutritif se manifeste après 6 à 15 jours suivant les conditions de température auxquelles elles sont soumises. 80 % des racines néoformées apparaissent en un laps de temps de 4 à 8 jours, sans augmentation ensuite de leur nombre pendant un temps relativement long. Quelles que soient les conditions expérimentales, l'état des bourgeons, l'époque de l'expérience, cette première vague de racines est particulièrement fragile : elle peut se décomposer entièrement, même si les racines ont atteint 10 à 15 centimètres de long; elle peut aussi survivre après être passée par une période critique. A cette crise succède la formation d'une deuxième vague de racines qui constituent le système racinaire définitif de la marcotte (ZANETTE, 1981).

Il apparaît donc intéressant d'une part de comparer la mycoflore des racines néoformées par les marcottes cultivées sur brouillard avec la population fongique du milieu naturel, d'autre part de rechercher les différences pouvant exister entre la mycoflore des racines saines et celle des racines de la première vague de rhizogenèse atteintes de pourriture brune afin d'expliquer ce phénomène.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. — Les marcottes.

Nous avons utilisé des marcottes de porte-greffes de pommier (virus-testés) provenant des pépinières Georges DELBARD à Commentry (Allier) et de la station de recherches de l'INRA à Angers (Maine-et-Loire) d'un diamètre de 6 à 8 mm. Au départ des expériences les marcottes ont été coupées de façon à conserver les 25 cm de la base, lavées à l'eau courante et débarrassées de toutes les racines en les coupant à 0,5 cm de la tige, pour mieux identifier les néoformations.

Les marcottes ont été ensuite installées sur les caissons en ayant 15 cm à

l'intérieur et 10 dehors. Il s'agit de fournir au système racinaire des marcottes, sous forme d'aérosol, l'eau et les sels minéraux nécessaires à la croissance et au développement de la plante, à l'intérieur d'un caisson obscur, aux parois imperméables, dans lequel on maintient une atmosphère saturée d'humidité par pulvérisation sporadique d'une solution nutritive à l'aide d'un «defensor 505».

La composition de la solution nutritive utilisée est la suivante : eau désionisée (1000 ml), NaCl (5 mg), $MgSO_4$, $7H_2O$ (135 mg), $(NH_4)_2 SO_4$ (36,25 mg), $Ca(NO_3)_2$ (172,5 mg), KNO_3 (101 mg), HK_2PO_4 (44 mg), H_2KPO_4 (660 mg), $MnSO_4$, 1 H_2O (0,616 ppm), Zn SO_4, 7 H_2O (0,882 ppm), H_3Bo_3 (0,564 ppm), $CuSO_4$, 5 H_2O (0,196 ppm), MoO_4 $(NH_4)_2$ (0,1 ppm), masquolate de fer DTPA (0,2 ml). La solution est à pH 6,4.

Les caissons sont installés en chambres climatisées, en conditions contrôlées : température de 25°C, humidité relative de 80 %, éclairement quotidien de 16 h assuré au moyen de tubes fluorescents 65 W lumière jour de luxe, et de lampes à incandescence ordinaire 15 W alimentées en 220 volts. L'intensité dispersée au niveau des plantes est en moyenne de $3,65 \times 10^4$ ergs/cm^2/s.

2. — Isolement des champignons

Les racines à étudier, saines ou en voie de décomposition selon le cas, sont prélevées stérilement sur la plante et coupées en tronçons de 3 mm de long. Chaque fragment est ensuite déposé au centre d'une boîte de Pétri renfermant un milieu à 10 g/l de malt, gélosé à 1,5 % et additionné, après stérilisation à 120°C, de 100 mg/l de streptomycine-sulfate destinée à limiter le développement des bactéries. Les cultures sont portées à 22°C.

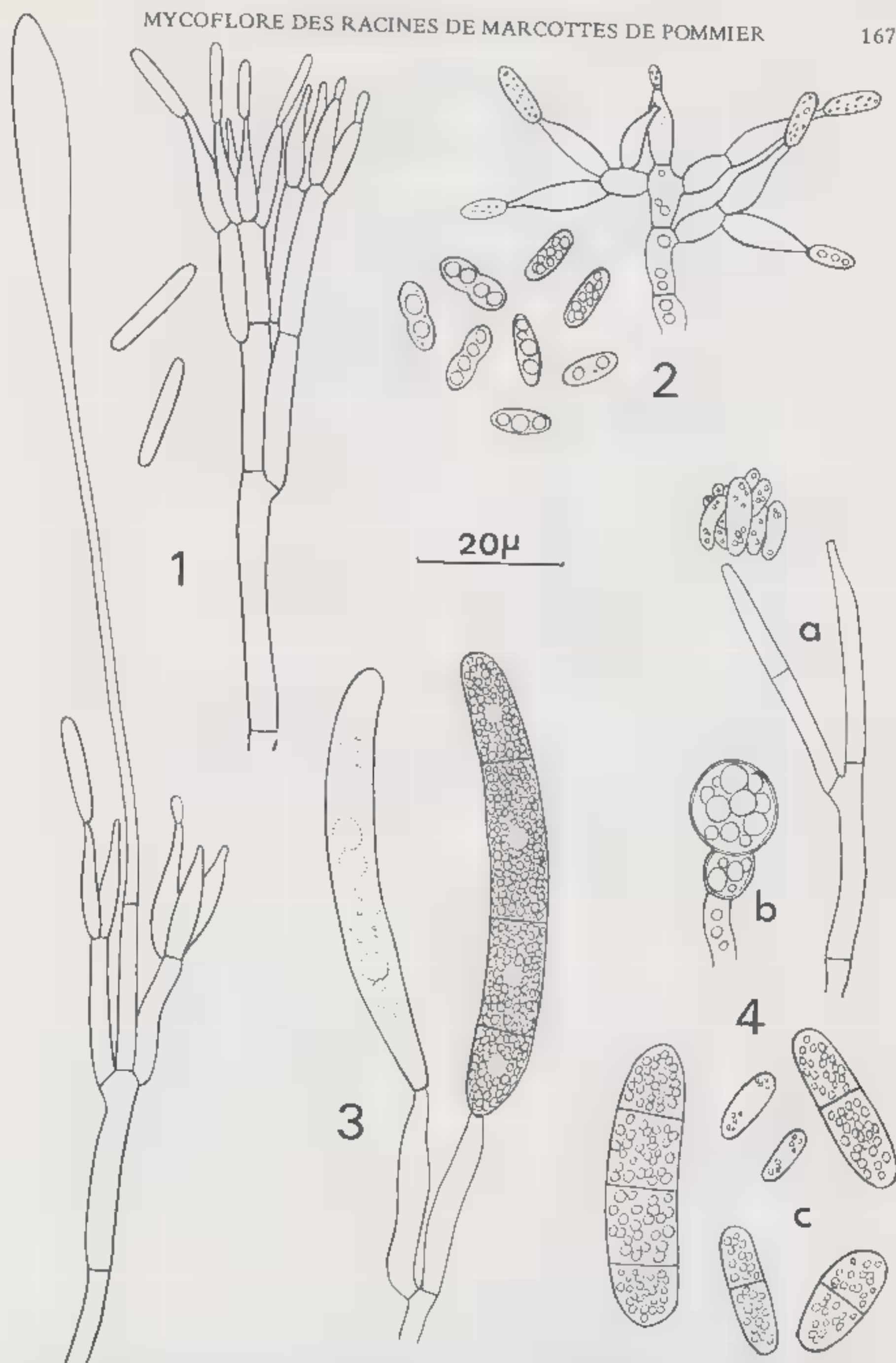
RÉSULTATS

L'inventaire de la mycoflore de 32 racines saines et 41 racines présentant une pourriture brune est donnée dans le tableau I, les chiffres de ce tableau indiquant la fréquence de présence des espèces, c'est-à-dire le nombre de racines sur lesquelles elles ont été trouvées.

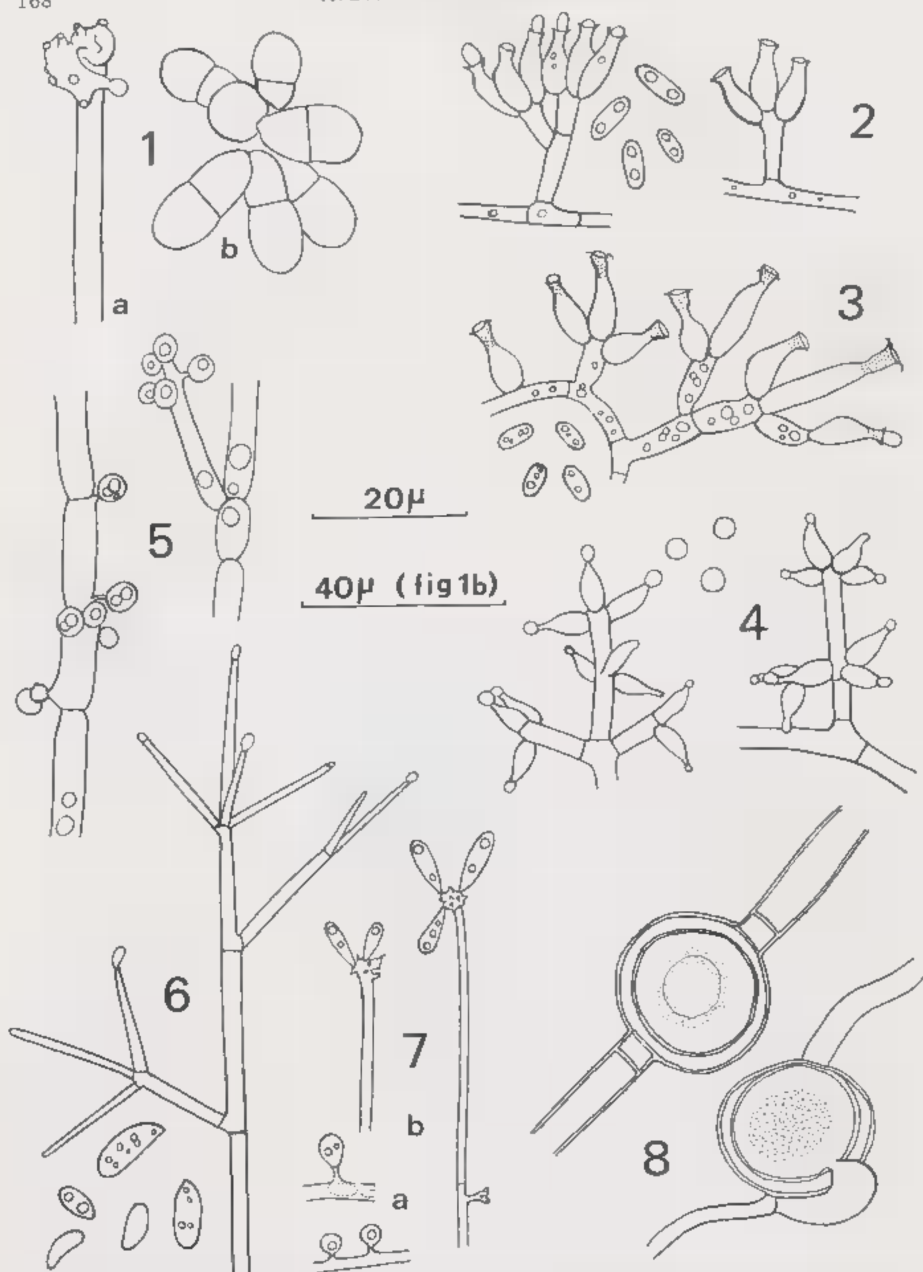
	racines saines	racines [redacted] décomposition
PHYCOMYCETES :		
Mortierella sp.	0	1
Mucor hiemalis Wehmer f. *corticolus* (Hagem) Schipper	1	4
Mucor racemosus Fres. f. *racemosus* Schipper	1	0
Mucor racemosus Fres. f. *sphaerosporus* (Hagem) Schipper	1	1
Pythium sp.	5	7

ASCOMYCETES :		
Chaetomium sp.	0	1
MUCEDINALES :		
Acremonium kiliense Grütz	1	0
Alternaria sp.	0	1
Arthrobotrys superba Corda	1	1
Aspergillus versicolor (Vuill.) Tir.	1	2
Botrytis cinerea Pers.	0	1
Briosia microspora (Smith) v. Arx	1	1
Cladosporium cladosporioides (Fr.) De Vries	1	2
Cylindrocarpon destructans (Zins.) Scholten	4	10
Cylindrocarpon obtusisporum (Cooke et Harkness) Wollenw.	1	2
Cylindrocarpon tenue Bugn.	1	3
Doratomyces stemonitis (Pers. ex Fries) Morton et Smith	1	1
Fusarium javanicum Koords	1	1
Fusarium oxysporum Schlecht	1	0
Fusarium solani (Mart.) Sacc.	0	2
Fusarium tabacinum (v. Beyma) Gams	15	8
Fusarium spp.	1	2
Gliocladium roseum (Link) Bainier	6	6
Paecilomyces lilacinus (Thom) Samson	0	2
Penicillium brevicompactum Diercks	5	7
Penicillium chrysogenum Thom	0	1
Penicillium expansum Link	0	1
Penicillium frequentans Westl.	0	1
Penicillium variabile Sopp.	1	2
Phialophora verrucosa Medlar	0	2
Phialophora fastigiata (Lagerb. et Melin) Conant	0	1
Sporothrix inflata de Hoog	4	3
Stilbella sp.	1	2
Trichoderma koningii Oudemans	1	2
Trichoderma viride Pers. ex S.F. Gray	5	8
SPHAEROPSIDALES :		
Coniothyrium sp.	1	0
Phoma eupyrena Sacc.	8	1
Phoma exigua Desm.	2	5
Phoma leveillei Boerema et Bollen	1	1
Phoma sp.	1	4
MYCELIA STERILIA :		
Rhizoctonia sp.	1	1
LEVURES :		
Cryptococcus albidus var. *diffluens* (Zach) Phaff et Fell.	5	7
Trichosporon beigelii (Küchemn et Rabenh.) Vuill.	1	1

Tab. I. – Inventaire de la mycoflore des racines de marcottes de pommier cultivées sur brouillard nutritif.



Pl. 1. — 1 - *Cylindrocarpon tenue* : conidiophores et conidies. 2 - *Fusarium tabacinum* : conidiophores et conidies. 3 - *Cylindrocarpon obtusisporum* : phialides et conidies. 4 - *Cylindrocarpon destructans* : a) phialides et groupe de microconidies; b) chlamydospore; c) macroconidies et microconidies.



Pl. II. — 1 - *Arthrobotrys superba* : extrémité d'un conidiophore et groupe de conidies. 2 - *Phialophora fastigiata* : conidiophores et conidies. 3 - *Phialophora verrucosa* : conidiophores et conidies. 4 - *Trichoderma viride* : structures sporifères et conidies. 5 - *Trichosporon beigelii* : mycélium et blastoconidies. 6 - *Gliocladium roseum* : conidiophore et conidies. 7 - *Sporothrix inflata* : a) blastoconidies latérales; b) conidiophores et conidies. 8 - *Pythium* sp. : a) oogone à une oosphère; b) anthéridie et oogone à une oosphère.

Les résultats montrent qu'il n'y a pas de différence entre la flore fongique des deux catégories de racines étudiées. Suivant leur fréquence, les espèces rencontrées peuvent être classées en deux catégories :

1) **Espèces assez fréquentes** qui sont essentiellement divers *Pythium*, *Cylindrocarpon destructans*, *Fusarium tabacinum* (=*Cephalosporiopsis imperfecta* Moreau), *Gliocladium roseum*, des *Phoma*, *Trichoderma viride* et la levure *Cryptococcus albidus* var. *diffluens* (Pl. I et II).

Aucun de ces champignons ne paraît associé de façon constante aux racines. Le plus fréquent, *Fusarium tabacinum* (Pl. I, fig. 2) n'a été trouvé que sur 23 des 73 racines étudiées; c'est l'un des hôtes les plus communs des sols cultivés (MONTEGUT et GUILLEMAT, 1956; GUILLEMAT et BIGOT, 1960; M. et Mme F. MOREAU, 1941). *Gliocladium roseum*, *Trichoderma viride*, les *Pythium* et les *Phoma* sont aussi des organismes telluriques banals.

Le *Cylindrocarpon destructans* (Pl. I, fig. 4) est quant à lui un champignon très souvent présent à la surface des racines d'un grand nombre de plantes herbacées et ligneuses. *C. destructans* et certains *Pythium* comportent des souches réputées, suivant le cas, saprophytes ou pathogènes pour le système racinaire de jeunes plantes issues de semis (VIENNOT-BOURGIN, 1949; BOOTH, 1966).

2) **Espèces peu fréquentes** qui constituent la majorité des moisissures isolées et comprennent notamment des *Fusarium* et des *Cylindrocarpon*, genres parmi les plus fréquents du sol. Compte-tenu du *C. destructans* et du *F. tabacinum* cités précédemment, *Fusarium* et *Cylindrocarpon* représentent ici environ 30 % de l'ensemble des isolats.

Soulignons enfin que ces champignons ne se cantonnent pas à une région définie de la racine mais qu'ils sont présents sur toute sa longueur.

CONCLUSIONS

La flore fongique présente sur les racines régénérées par des marcottes de pommier cultivées sur brouillard nutritif est une flore du sol typique mais appauvrie en espèces. On y trouve avec la même fréquence élevée les genres *Fusarium* et *Cylindrocarpon* dont le *F. tabacinum* qui est l'un des hôtes les plus communs de certains sols cultivés et le *C. destructans* plus spécialement inféodé dans le milieu naturel aux racines de nombreux végétaux.

Tous les champignons isolés, de racines saines et de racines présentant une pourriture brune, sont des saprophytes ou des parasites d'équilibre parmi lesquels on relève des *Pythium*, divers *Fusarium* et *Cylindrocarpon*, et des *Phoma*. Ces organismes interviennent probablement dans la décomposition des racines, avec aussi de nombreuses bactéries dont nous n'avons pas ici abordé l'étude, à la faveur d'un déséquilibre physiologique de la plante. Cette pourriture intéresse en effet le plus souvent la première vague de racines régénérées après ablation

du système racinaire des marcottes et lorsque les pousses feuillées issues du développement de la partie préformée dans les bourgeons achèvent leur croissance; elle intéresse aussi les boutures de petite taille et peu feuillées, et se manifeste plus régulièrement à 25°C qu'à 12°C ou 18°C. La première vague de racines néoformées serait donc incapable, en raison d'une résistance amoindrie, de s'opposer aux parasites d'équilibre. Cette hypothèse est renforcée par le fait que dans le même milieu, en présence des mêmes micro-organismes, les racines de la deuxième vague ne subissent aucun dommage, même si certaines d'entre elles cessent leur croissance.

BIBLIOGRAPHIE

BOOTH C., 1966 — The genus *Cylindrocarpon*. *Mycological Papers* n° 104, C.M.I., Kew, 56 p., 2 pl.

DOMMERGUES Y., 1975 — Pourquoi et comment développer les recherches sur la rizosphère. *Soc. bot. Fr.*, coll. Rizosphère, 7-19.

GUILLEMAT J. et MONTEGUT J., 1956 — Contribution à l'étude de la microflore fongique des sols cultivés. *Ann. Epiphyties*, 3 : 471-540.

GUILLEMAT J. et BIGOT C., 1960 — Microflore fongique d'un sol du Puy-de-Dôme et de la rhizosphère de l'ail. Incidence du traitement des cayeux contre *Sclerotium cepivorum* Berk. sur cette microflore. *Ann. Epiphyties*, 11 (2) : 217-249.

MOREAU F. et Mme, 1941 — Première contribution à l'étude de la microflore des dunes. *Rev. Myc.*, VI : 49-94.

LAMOND M., 1975 — Dispositif de culture de plantes entières en caissons sous brouillard nutritif en usage à Clermont-Ferrand. *In* : Séminaire groupe de racines, Grenoble, 21-23 octobre 1975. Grenoble, RIEDACKER A. et GAGNAIRE M.J., 2 : 6-33.

VIENNOT-BOURGIN G., 1949 — Les champignons parasites des plantes cultivées, Masson et Cie éditeurs, 2 vol., 1850 p.

ZANETTE F., 1981 — Recherches descriptives et expérimentales sur la morphogenèse des systèmes aériens [illegible] racinaires de quelques porte-greffes de pommier. Thèse de Docteur Ingénieur, Université Clermont-Ferrand II, 159 p.

ÉTUDE DE QUELQUES ESPECES APPARTENANT AUX GENRES *ROZITES* ET *CORTINARIUS*

par R. HENRY*

RÉSUMÉ. — Nous décrirons ici : A) Une forme inhabituelle de *Rozites caperata* (Pers.) Karst; B) Plusieurs Cortinaires de divers groupes : *Phlegmacia* à bulbe marginé (*Scauri*), parmi eux *C. rufoviolaceus* R. Hry, *C. pseudofulmineus* R. Hry; *Phlegmacia* sans bulbe marginé (*Cliduchi*), parmi eux *C. daulnoyae* (Quél.) Luc., *C. gallairei* R. Hry, n. sp.; *Sericeocybe : C. ochrophyllus* Fr., et dans le genre *Hydrocybe C. strenuipes* R. Hry, *C. cypriacus* Fr., *C. nigrolidus* R. Hry n. sp.

SUMMARY. An unusual form of *Rozites caperata* (Pers.) Karst. is described, characterized by a dark violaceous veil forming a violet volva on the stipe, and a darker tawny, brown pileus with a fibrillose-scaly net. Revised descriptions are provided for *Cortinarius cypriacus* Fr., *C. daulnoyae* (Quél.) Luc., *C. ochrophyllus* Fr., *C. pseudofulmineus* R. Hry, *C. rufoviolaceus* R. Hry and *C. strenuipes* (R. Hry). *C. gallairei* R. Hry and *C. nigrolidus* (Chev. & R. Hry) are described as new.

A. — UNE FORME INHABITUELLE DE *ROZITES CAPERATA* (PERS.) KARST.

Les auteurs signalent généralement que *R. caperata* (Pers.) Karst. peut conserver de pâles vestiges violetés du voile à la base du stipe. MOSER (1953) distingue la série de *R. caperata* (Pers.) Karst. et la série de *R. emodensis* (Berk.) Moser (= *Cortinarius emodensis* (Berk.)). Chez les *Caperatae*, le chapeau est sec, les lames ocracées devenant plus ou moins ferrugineuses ou violacées. Le chapeau est toujours givré au centre et parfois jusque vers les bords par le voile soyeux blanchâtre ou violacé. Le stipe peut être éventuellement violeté, mais sa base

* 58 Boulevard de Gaulle, 70000 Vesoul (France).

ne paraît pas recouverte d'une volve violette. Habitat : Dans les forêts de pins, en compagnie de *Vaccinium myrtillus* L.

Chez *Rozites emodensis* (Berk.) Moser (= *Cortinarius emodensis* Berk.), ce sont les lamelles et la corticalité du sommet du stipe qui prennent en général une couleur violette. Il n'est toujours pas question de la base du stipe. Habitat : sous *Abies webbiana* Lindl., dans l'Himalaya.

Bien que nous ayons récolté plus de cent fois en France le type de *R. caperata*, nous n'avons jamais observé une forme telle que celle que nous allons décrire, et qui se caractérise essentiellement (mis à part le chapeau et l'anneau), par la présence au pied d'**une gaine apprimée d'un beau violet**. Néanmoins, nous l'aurions considérée comme un cas extrême, si nous n'avions constaté un **mode de réaction différent à l'iode**. Lorsqu'on touche la chair de *R. caperata* avec le réactif de Melzer, il se produit **instantanément**, une coloration **bleu foncé - outre-mer**. Sur la chair de notre forme, au contraire, la réaction est **lente** et tourne au vert. En outre l'habitat n'est pas habituel.

Voici notre description : Chapeau (3-6 cm), globuleux-convexe, longtemps convexe, à peine bossu, finalement plan-convexe. Marge infléchie, fibrillo-soyeuse froncée, **blanc-violacé**. Marginelle soudée aux bords d'un anneau membraneux en diaphragme horizontal qui se détachera plus tard pour constituer un véritable anneau **à marge violette**. Surface sèche, un peu collante aux lèvres, rayée de quelques sillons, d'abord entièrement couverte d'un voile nettement **fibrilleux-méchuleux** et **violet pâle** puis grisonnant sur fond fauve pâle (Séguy 204!).

Lamelles (4-6 mm), moyennement serrées, (L = 80), blanches à crème-blanchâtre, puis incarnat-rosé pâle, enfin argilacées, presque libres puis sinuées-adnées, à arête finement serrulée, concolore. Pied (6-7 cm/15-18 mm au sommet), plein, strictement cylindrique, droit, blanc, teinté d'ocracé dans sa moitié inférieure; **orné à sa base**, sur une hauteur de deux centimètres environ, d'une guêtre membraneuse, apprimée, squameuse, **d'un beau mauve-violet** (Séguy 605 à 625) passant en un jour à violet pâle (Séguy 615). Anneau engainant, en manchon, entièrement strié, membraneux, **à bords violets** (vu de dessous).

Chair (7-9 mm), s'amincissant progressivement vers les bords, blanche à blanchâtre sale, jaunissant dans les morsures ou les blessures, douce, subinodore, donnant les réactions du type mais se comportant différemment vis à vis du liquide de Melzer, (réaction verte, lente à se produire). Pas de réactions avec la teinture de Gaïac, le Tl4-FMP-NO_3 Ag. La soude ne donne, comme chez le type qu'une couleur isabelle-brunâtre.

Forme remarquable et très rare (vue une seule fois en un demi-siècle) récoltée dans les tourbières de Frasne, sur la terre nue, sous un jeune épicéa, à proximité d'un filet d'eau et d'une nappe de sphaignes (mais sans contact direct), parmi les *Vaccinium vitis-idaea* L. (clairsemés) et *V. myrtillus* L. (abondants), le 30 septembre 1981.

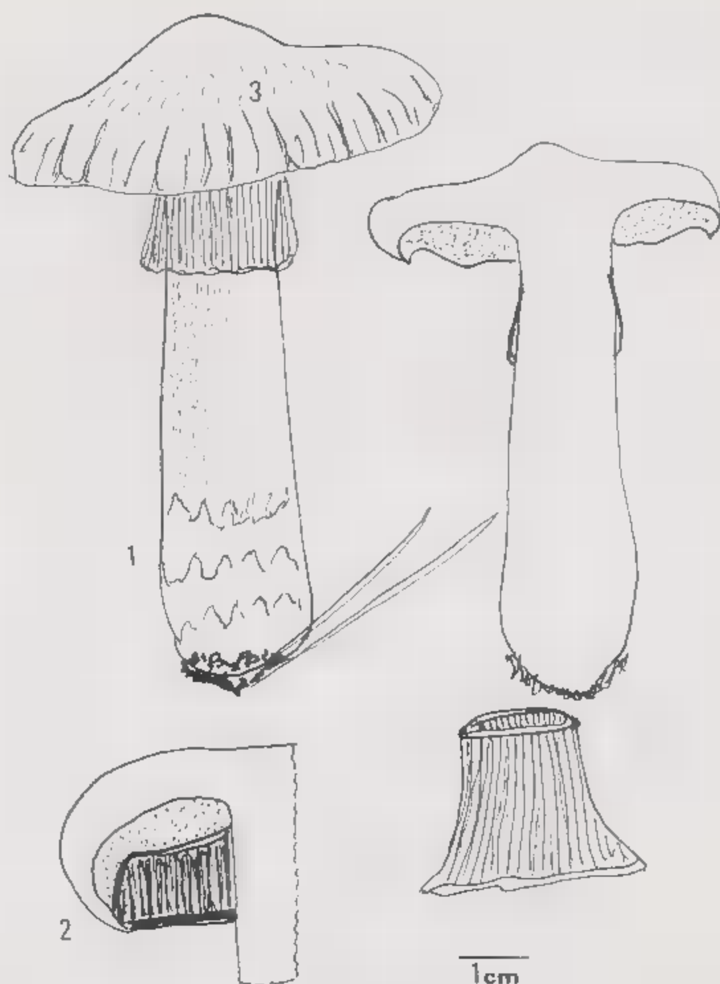


Fig. 1. — *Rozites caperata*, forma *violaceofulva* ad int. 1 : gaine violette (Séguy 605 à 625). 2 : Diaphragme membraneux. 3 : voile violacé sur fond fauve pâle (Séguy 204).

Bien qu'il n'y eût là qu'un seul spécimen en parfait état, nous avons pensé qu'il était bon de signaler ce fait. Cette forme est-elle constante? L'avenir le dira. Nous pourrions lui donner provisoirement le nom de *Rozites caperata* (Pers.) Karst. forma *violaceofulva* (Exsicc. n° 81/33-48, in herb. cons.) (fig. 1).

Quant aux caractères microscopiques, sans doute sont-ils identiques à ceux du type. Voici cependant ce que nous avons noté :

Exsiccata chocolat au lait. Spores selon les incidences, à forte courbure

dorsale, subhémisphériques ou piriformes ou ellipsoïdes-ovoïdes, finement verruqueuses-ponctuées, nettement papillées à une extrémité, (11,6/4,8-8,7-9,9 à 14,50/6,8-7,9-8,7µm). Basides 4-sp. (36-40/10-12µm), **bouclées** à la base, à contenu granuleux-vacuolaire. Stérigmates assez courts. Cellules stériles **remarquables par leur abondance**, clavées-cylindriques ou en pilon, en palissade ou en bouquets, également **bouclées** à la base (25/5,8µm), émergeant de 22µm environ. Médiostrate régulier à hyphes partiellement bouclées, en segments de 58/6 ou 58/13 ou 80/6,5-11µm. Couche sous-hyméniale constituée par plusieurs assises d'hyphes filamenteuses, grêles, (3,5-3,6µm). Epicutis à hyphes grêles finement bouclées aux articulations, groupées en faisceaux, avec des articles terminaux légèrement et progressivement dilatés à l'extrémité, avec ou sans rétrécissement subterminal (65-72/5-10µm par exemple). Articles intermédiaires de 51-72/5,8µm. Articles proximaux de 88/16µm env. Cuticule à hyphes parallèles, en segments courts (36-40/7-8), ou à hyphes plus étroites, à segments plus longs (72/5,8-7,2µm). Hypoderme cellulo-alvéolaire, à éléments moyens de 18/15µm. Chair piléique pseudoparenchymatique. Hyphes du pied jusqu'à 11-(13)µm.

B. — GENRE *CORTINARIUS*

a) *PHLEGMACIA* DU GROUPE DES *SCAURI* :

Cortinarius (Phlegm.) rufoviolaceus **R. Hry**
(Suppl. *Rev. myc.* t. VIII, n° 2, 1 août 1942, p. 11 et 48)
A-37, c. Sp. 30 (p. 11) et p. 48 *(C. rufoviolaceus)*

Espèce très répandue en Franche-Comté dans les bois calcaires et la rocaille. Il rappelle *C. rufo-olivaceus* Pers. dont il est voisin et pourtant fort différent. L'ayant récolté abondamment en 1981, nous en profiterons pour en dresser une description définitive.

Chapeau (3-6-(8))cm, convexe-subhémisphérique, régulier, puis convexe-plan. Marge enroulée puis infléchie, d'abord unie au stipe par une abondante cortine **violette**. Cuticule visqueuse, à viscosité douce, séparable jusqu'au centre, tantôt d'un beau lilacin (Séguy 69), surtout vers les bords; panachée ailleurs (vers le centre) de tons rosés, ou tantôt brun-jaune au centre, panachée d'olivâtre et d'améthyste vers la marge, puis passant au brun jaune et au rouge (vers Séguy 342), ou au rouge-incarnat. Lamelles (4-6mm), minces, assez serrées, (L =140-150 env.; l = 3-4) parfois réunies par des veines, sinuées-adnées à adnées-uncinées, d'un beau **lilacin-violet** (sans trace d'olivâtre), comme Séguy 655, vues de face, puis brun-violacé à **roux-purpurin** à la fin, roux-purpurin foncé, à arête sans particularité notable. Pied (2-4 cm/1-1,5 cm au sommet) puis un peu plus long, égal sur 1-2 cm environ puis dilaté en un bulbe assez volumineux, nettement marginé, cordiforme; la partie au-dessus du bulbe concolore aux feuillets, d'un beau **lilacin-violet**; luisant, soyeux, se nuançant d'ocracé avec l'âge ou de

fauve; avec la marge du bulbe nettement **rouge briqueté** pâle, la portion inférieure du bulbe étant blanchâtre et terminée par des filaments mycéliens plus ou moins abondants.

Cortine fibrilleuse violette bien fournie au début.

Chair (1 cm), blanche dans le chapeau, blanche dans le bulbe, nettement **lilacin violet** en haut du pied, souvent jaune en bas; les parties blanches se nuançant souvent de rose ou d'olivâtre; améthyste au bord sous la cuticule, montrant parfois une ligne olivâtre au-dessus des lames; douce, à odeur fruitée-vireuse, se colorant **en vert** par la soude (passant lentement à brun chocolat); en gris-vert par NH_4OH; enfin ne réagissant pas au gaiac, à la phénolaniline, au T14, et très faiblement au NO_3Ag.

Abondant dans les bois calcaires et dans la rocaille calcaire des bosquets feuillus des pâturages du Haut-Doubs et des départements voisins, en sept-oct. 1935-1941-1942 dans les bois de Novillars (Doubs) et trois fois à l'Hôpital du Grosbois en 1981 (5-10 oct. et 15 oct.). Holot. nº 81/82, in herb. cons. R. Hry legit.

Spores ellipsoïdes amygdaliformes à apicule bien développé, à verrues assez grosses, à forte courbure dorsale, parfois étirées-papillées, à une extrémité, (10,8/6,1. 10,8/6,5, 11,6/6,5, 12,3/7,2 ou 13/6,8-7,2µm). Basides 4-sp. (32-36/10µm). Cellules stériles (19-20/8-9µm). Médiostrate régulier à hyphes de diamètre variant de 2-3µm sous le sous-hyménium à 4-8-11µm. Epicutis constitué d'hyphes grêles bouclées, gélifiées, flexueuses, contournées, entremêlées dont la couche peut atteindre de 780 à 1500µm. Les articles terminaux ont une extrémité un peu épaissie et arrondie. Les articles intermédiaires mesurent en moyenne 88-95/4-4,5µm. Cuticule à hyphes parallèles assez étroites, bouclées, de 5-10µm d'épaisseur. Hyphes du stipe étroites ne dépassant guère 6-7µm.

On pourrait dire que ce Cortinaire est un *C. rufo-olivaceus* (Pers.) où le violet s'est substitué à l'olive. Il arrive d'ailleurs que les deux plantes se rencontrent dans les mêmes endroits, avec *C. praestans*, *C. hinnuleus* et de nombreux petits Hydrocybes. Mais la réaction des bases fortes sur la chair est bien différente. Avec la soude, la chair de *C. rufo-olivaceus* se colore en jaune passant au **purpurin** (Séguy 24 puis Séguy 33, enfin Séguy 39).

C. rufoviolaceus n. sp. *C. rufoolivaceo affinis quo lamellis stipiteque nullo modo olivaceis immo laete violaceis differt. Lamellis e violaceis demum umbrine rufopurpureis. Stipite violaceo marginatobulboso, margine ruforubro. Carne umbrine viridante nec purpurea NaOH ope, quoque abest. Sporis ellipsoideo-amygdaliformibus valde verrucosis subpapillatis (10,8/6,1µm usque 13/6,8-7,2µm). Basidiis 4-sp. (32-36/10µm). Hyphis fibulatis. In nemoribus calcareis non rarus.*

Cortinarius (Phlegm.) pseudofulmineus **R. Hry**
(Suppl. *Rev. myc.* t. VIII, nº 2, 1 août 1943, p. 24) - (SMF. 55), p. 174. (SMF. 67), f. 3, p. 256-257, 1951).

Chapeau (5-8 cm) convexe, régulier, puis convexe-plan; compact, massif, à

marge flexueuse, d'abord enroulée (sur 1-2 mm), fragile; à cuticule visqueuse (douce) vite **sèche et mate** et alors subtomenteuse, d'une couleur presque uniforme, **brun foncé**, brun-fauve-testacé à brun-rouge cuivré purpurin, avec les bords un peu plus clairs et plus jaunes au début : parfois ponctuée au centre de quelques flocons, mais souvent glabre; un peu chagrinée à la loupe et plus ou moins rayée-striée au bord (Séguy 176 + 171 ou 146! ou Séguy 174 + 162); teinte qui se retrouve **sur le bulbe** et généralement au tiers inférieur du stipe.

Lamelles (5-6 mm) assez serrées (L = 100-110), minces, pouvant s'imbriquer, sinuées-adnées à émarginées-adnées jusqu'à émarginées-uncinées, avec sillon périapical, jaunes, d'abord claires (Séguy 259 puis Séguy 258 à 256) passant au jaune-fauve et au fauve-roux, à arête entière et concolore.

Pied (env. 7 cm/2-2,5 cm au sommet), robuste, claviforme-bulbeux, à bulbe variable submarginé à marginé-déprimé, cordiforme-turbiné, parfois oblique et dévié; dilaté en haut, jaune concolore aux feuillets (Séguy 286 à 256 ou Expol. A. 74 en haut au début), parcouru par des fibres aranéeuses rouillées du voile et prenant dans la partie inférieure et **sur le bulbe la teinte de la cuticule**; plein. Cortine jaune sulfurin, fugace.

Chair (1-1,5 cm) brunâtre sous la cuticule, uniformément jaune clair, (Séguy 290) ou blanc-jaunâtre dans le chapeau, plus foncée (Séguy 260 à 245 dil.) dans le stipe et dans le bulbe, jaunissant davantage à l'air; douce, se colorant en **rose-rouge par la soude**, (cuticule atropurpurine); se colorant faiblement en jaune pâle par NH_4OH et par T14; et ne réagissant ni au gaïac ni à l'argent ni au mélange FMP. Odeur un peu fruitée.

Arête des lames homomorphe. Spores à très grosses verrues, à apicule court et saillant, dentelées, (10,8/6,5-6,8-7,2-8,3, 11,2-11,6/7,2-8,7 ou 12,3/6,5-6,8-7,9-8,7µm, certaines pouvant atteindre 14/7,2µm. Basides 4-sp. (29-30/7,8µm à 36-42-47/6,5-7,9-8,7µm). Cellules stériles peu visibles, claviformes (22/6,5-8,7µm). Médiostrate régulier à hyphes **étroites** dans l'ensemble et atteignant rarement 9-11µm en segments de 51/7-11µm par ex. Importante couche d'hyphes grêles courant sous l'hyménium atteignant une épaisseur d'environ 45µm (les hyphes elles-mêmes n'ayant que 1,5-2-3 ou 4µm). Epicutis constitué par des hyphes relativement épaisses, gélifiées partiellement et bouclées (8-8,7µm), enchevêtrées en un lacis inextricable et serré, souvent couchées tangentiellement, d'où se dressent ça et là des articles terminaux qui finissent en lames de couteau ou en une petite dilatation ampullaire (articles terminaux : 51/4,3-5µm env., articles intermédiaires : 61/5-6µm et articles procimaux jusqu'à 7-7,5µm). Cuticule constituée par un tissu plus serré d'hyphes analogues à celles de l'épicutis, et au-dessous par des hyphes plus larges, bouclées en partie, les unes d'aspect normal, les autres en segments dilatés se rétrécissant aux points de jonction, de 13-15/4,5-7, 51-72-76-94/7-11, 51-65-80/16-17, 43-72-101/22-25, 36/29 ou 72/36µm. Quelques segments piriformes de 72/36µm. Hyphes du pied jusqu'à 13-14µm.

Sous épicéas ou sapins. Tresilley (Hte Saône), en octobre 1968; Frasne

et Cuvier en oct. 1972; reçu de l'Aude le 4 nov. 1981. Holot. n° 81/171 in herb. cons. heterot. n° 2621 et 3762.

b) *PHLEGMACIA* DU GROUPE DES *CLIDUCHI* :

C. daulnoyae **(Quél.) Luc. (fig. 2).**
Décrit à l'origine comme *C. cumatilis* var. *daulnoyae* Quél.

QUÉLET ■ décrit dans ses «Champignons du Jura et des Vosges» une espèce des *Phlegmacia* qu'il a nommée *C. daulnoyae* et qu'il apparente à *C. cumatilis Fr.*

Il décrit ce cortinaire de la façon suivante : «Stipe plein, rarement à bulbe marginé, blanc. Péridium convexe (10 cm), visqueux, améthyste, souvent roux

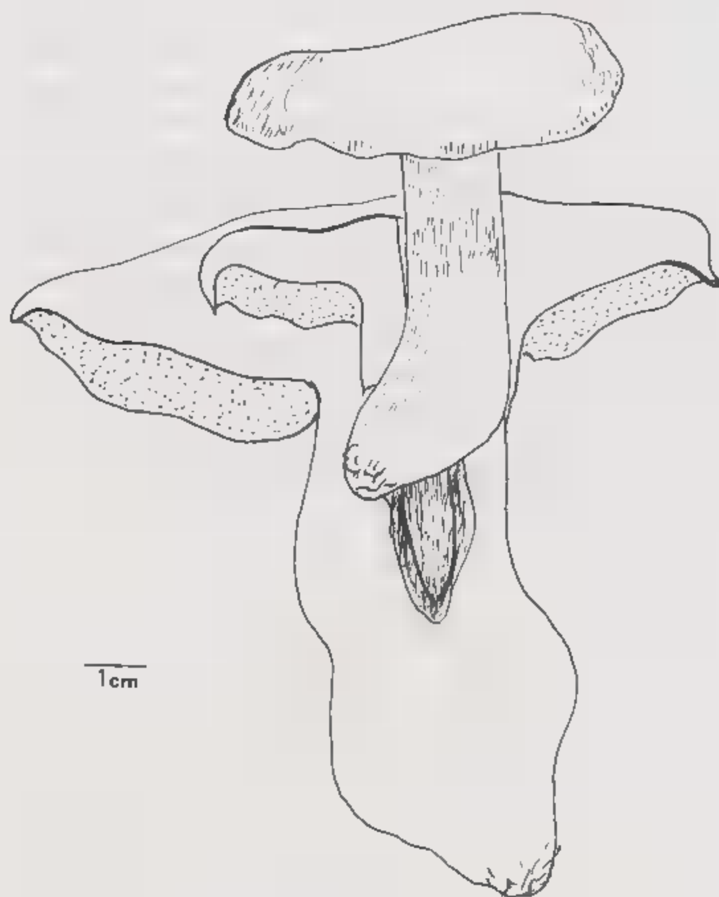


Fig. 2. — *Cortinarius (Phl.) daulnoyae* (Quél.) Luc.

avec les bords bleu-lilas. Chair ferme, **blanche** et sapide. Lamelles **améthyste tendre** puis argileuses. Spore en amande (10-12µm). Dans les bois feuillés (Nièvre).

(Quelques espèces critiques ou nouvelles de la Flore Mycologique de France, séance du 10 août 1889, p. 510).

ROUMEGUERE (1883) entreprend un catalogue et un commentaire des «Figures peintes du Capitaine Lucand». Dans l'analyse du 12e fascicule faite par FEUILLEAUBOIS (1890), on retrouve une description de cette rare espèce, où l'on peut lire : «Chapeau d'une belle couleur améthyste avec le disque lavé de brunâtre... Chair **blanche** dans le chapeau et le stipe... Lamelles d'**abord blanches** et prenant ensuite une teinte argileuse... «Conifères». Voisin de *C. cumatilis*». Enfin si nous consultons les «Figures peintes» (LUCAND, 1889), nous voyons que le champignon est représenté avec un chapeau d'un violet intense et un pied blanc.

Nous pouvons donc en déduire les points suivants : *C. daulnoyae* est une espèce des bois feuillus et bois de conifères. Son chapeau est améthyste mais d'un violet foncé d'après LUCAND (loc. cit.). Ce champignon a des lamelles **très pâles** car QUÉLET les donne pour améthyste tendre, puis argileuses et FEUILLEAUBOIS pour d'abord blanches puis argileuses. Il est donc possible qu'elles se décolorent rapidement. Le stipe est blanc mais surtout (et c'est le caractère le plus important), la **chair est blanche dans le chapeau et dans le pied**.

Nous avons trouvé plusieurs fois cette espèce, mais nous hésitions à la déterminer ainsi en raison «du chapeau **améthyste**». La figure donnée par le capitaine LUCAND nous a aidé à surmonter nos scrupules, d'autant plus que les codes des couleurs diffèrent. SÉGUY voit dans la teinte améthyste (S. 604) une couleur violet foncé. Il en est de même de Méthuen 15C6 qui tire sur le violet vineux. Il en est encore de même d'après la Chromotaxia de LOCQUIN, améthyste étant la superposition de B. 30 et de R. 20 (un violet et un rouge). Et puis la *Russula amethystina* de Quélet n'est-elle pas foncée et violet lie de vin? Par contre les lames, indiquées comme améthystes, sont pâles puisqu'elles deviennent vite argileuses.

Ceci posé, voici la description que nous pouvons faire de ce cortinaire :

***Cortinarius (Phlegm.) daulnoyae* (Quél.) Luc.**

Espèce apparentée plus aux *Balteati* qu'à *C. cumatilis* Fr. dont elle s'écarte par les spores **non fusiformes** et par les réactions macroscopiques. Rappelle par sa teinte *C. dibaphus* Fr. dans les *Scauri*.

Chapeau (3-7-12 cm), convexe, un peu bossu au centre, puis convexe-plan, à marge infléchie, à marginelle enroulée sur 1,5 mm. Cuticule visqueuse (viscosité douce), puis sèche, de couleur non uniforme, **brun-violet-améthyste**, (S. 669-670), **violet-lie de vin** au centre à **grenat-violacé**, (S. 109), avec les bords S. 661 dilué à S. 688, puis se dégradant vers les bords qui deviennent plus bruns (vers S. 710 et surtout S. 715); se tachant parfois de brun, pâlissant et brunissant avec l'âge, devenant à la marge brun légèrement nuancé de violacé ou brunâtre-

ocracé (vers S. 178 et S. 204). En somme une couleur qui n'est pas sans analogie avec celle de *C. dibaphus*. Lamelles (6-7 mm) assez serrées (L = 128), **pâles** blanchâtre-lilacin ou blanches mais **nettement violetées** vers les bords du chapeau, puis argilacées, remarquablement émarginées-adnées-uncinées; à arête sans particularité.

Pied (7/1,5 cm au sommet, à 11-13 cm/3 cm au sommet) robuste, un peu recourbé ou fusoïde-ventru-atténué en bas (jusqu'à 4-5 cm à l'endroit le plus large, mais ceci très rarement), un peu pruineux ou chagriné à la loupe, parfois aplati et élargi au sommet, nettement fibrilleux et blanc au-dessus de la cortine, devenant plus ou moins brunâtre au-dessous avec l'âge, la base restant blanche; parcouru par des fibrilles longitudinales du voile pouvant dessiner un réseau; **sans trace aucune de violet**; plein, mat, fibreux, fragile.

Chair (1,5-3 cm) ferme, dure, d'un **blanc pur**, un peu violacé sous la cuticule, douce, subinodore (un peu fruitée), se colorant en beau **jaune** par NH_4OH, en bleu-vert par la teinture de gaïac, en incarnat-lilacin-violacé par FMP, en purpurin par la phénolaniline, et ne réagissant ni au T14, ni à la résorcine ni à l'argent (brun clair) ni aux bases fortes (gris-incarnat).

Les spécimens normaux ont le port de *C. largus* ou de *C. variecolor*.

Spores amygdaliformes ou en noyaux de quetsches, à verrues moyennes, finement dentelées, à apicule bien développé, à forte courbure dorsale, (9,4/5,8, 10,1/5, 10,5-10,6/5-6,5 ou 10,8/5,8-6,1µm). Basides 4-sp. (29-30/6,5-8µm). Cellules stériles claviformes (18/8µm). Médiostrate régulier à hyphes dominantes étroites (6-8µm); quelques hyphes plus larges jusqu'à 11µm, en segments de 36-58/6,5-7µm ou 43/11µm. Sous-hyménium dense, épais, rameux, longé par des hyphes grêles de 0,7-1µm. Épicutis formé de filaments entremêlés, flexueux, recourbés, bouclés, de plus en plus serrés et gélifiés aux abords de la cuticule. Articles terminaux : 43-50/3,5µm, articles intermédiaires : 95/3,5µm environ, articles proximaux : 6,5-7µm. Cuticule présentant en surface des éléments oblongs, ovoïdes ou claviformes, à extrémité libre (40-43/16µm) ou des hyphes entrecroisées en segments de 29-43/11, 40/16 ou 65/17µm avec anses d'anastomose même sur les hyphes épaisses de 11µm. Chair piléique d'aspect pseudoparenchymatique. Hyphes du pied jusqu'à 21µm de diamètre.

Dans les bois feuillus ou de conifères. Sous feuillus, Vosges en 1970; sous feuillus, bouleaux dominants, Trésilley, en 1972; sous conifères, Champagnole, (Trescol leg.) en septembre 1981. Exsicc. n° 80956.

Récolté le 5 oct. 1981 (5 spécimens) dans un bosquet calcaire du Haut-Doubs. Deux d'entre eux avaient le pied cylindrique et trois le pied subclaviforme-bulbeux provenant du même mycélium, en compagnie de *C. praestans* (Cord.) Gillet, de *C. strenuipes* R. Hry, de *C. rufoviolaceus* R. Hry et de *C. hinnuleus* (Sow.) Fr.

En raison de l'habitus, du comportement chimique de la chair et de la forme des spores, nous pensons que cette espèce est à classer plutôt dans les *Balteati* que dans les *Cumatiles*.

Cortinarius (Phlegm.) gallairei **n. sp. (fig. 3).**

Espèce peu rare, très remarquable, vite sèche, de sorte qu'on la prendrait facilement pour *C. caninus* (Fr.) Fr. var. *inflata* R. Hry. Réaction au formol négative; de forme bizarre qui pourrait évoquer aussi *C. affinis* Allescher, tel qu'il est représenté par MOSER dans son Atlas (1960, Pl. X/48). Feuillets d'un beau mauve-lilacin. Sommet du stipe à reflets **presque métalliques.** Sous les jeunes épicéas.

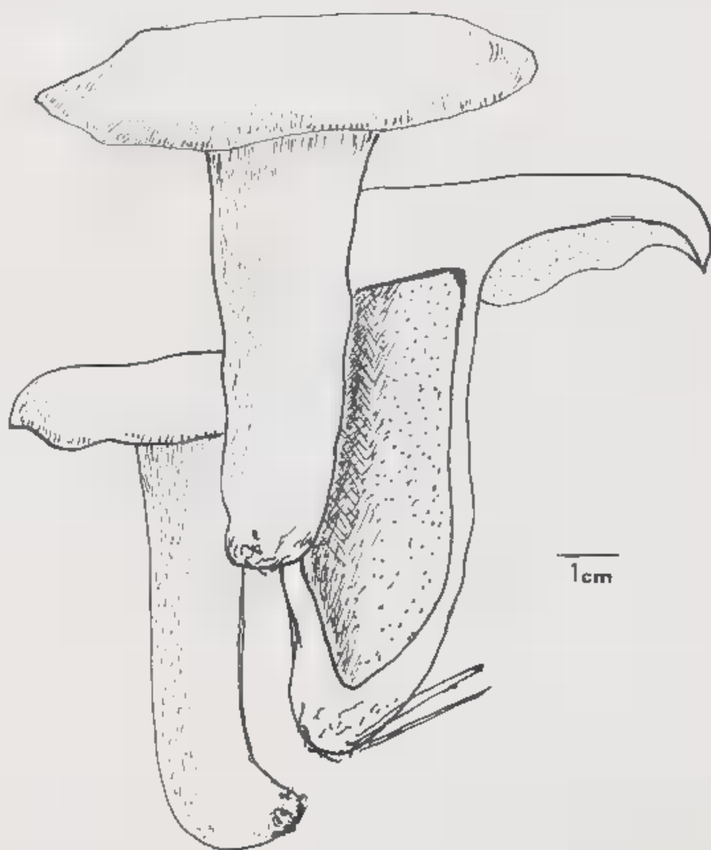


Fig. 3. – *Cortinarius (Phl.) gallairei* n. sp.

C. (Phlegm.) gallairei n. sp.

Cortinarium caninum (Fr.) Fr., var. inflatum (R. Hry) revocat sed viscosus; C. affinem Allescher quoque sed valde diversus, pileo 4-8 cm lato, e convexo-

hemispherico convexo-plano, primum viscoso (dulci), mox sicco, colore opaco uniformiter fulvente (S. 174 vel 202), Cortinarium fulvo-ochrascentem R. Hry revocante. Lamellis 5-9 mm latis emarginato-uncinatis, e pulchro pallidoque lilacino-violaceo dilute fulventibus. Stipite 6-9 cm alto, 2-3, 5 cm apice spisso, interdum dilatato, nunc (raro) subaequali, nunc ventricoso-fusoideo basi attenuato nunc ab apice regulariter ac paulatim attenuato, nunc immo subradicante, sursum autem valde argenteo-lucenti albido caesiove refulgente; pleno, dein fistuloso vel toto cavo, ex albo-vaginato nudo, fugaciter linea annulari cincto. Carne tandem (10-15 mm spissa), alba, dulci, vix fructuolente, FMP intense violacea, NH_4OH vix flavescente; aldehydae formicae ope haud violascente; gaiaco nullam mutationem praebente.

Sporis ovoideis, vel ellipsoideo-ovoideis, usque amygdali-formibus (7,9/5 vel 10,8-11/5-5,8µm). Basidiis 4-sp. (33-36(40)/6,5-8µm). Hyphis partim fibulatis.

Sub piceis teneris saepe obvius. Holotypus n° 70796 - Heterotypus n° 81/55 in herb. conservati.

Chapeau jusqu'à 8 cm, convexe-régulier-subhémisphérique à convexe-plan. Marge infléchie puis redressée, nettement festonnée. Marginelle étroitement enroulée. Cuticule d'abord nettement **visqueuse** vite sèche, d'une couleur uniforme fauve pâle(vers S. 174-203) un peu comme *C. fulvo-ochrascens* R. Hry, mate givrée à la loupe, fibrilleuse au bord, avec la marginelle un peu plus jaune.

Lamelles (5-9 mm) moyennement serrées, souvent brisées-lobées en raison de la forme du chapeau, émarginées-subuncinées, d'un beau mauve-tendre-lilacin puis beige-incarnat à beige-fauvâtre restant longtemps mauves vers les bords du chapeau; à arête banale.

Pied (6-9 cm/2-3,5 cm au sommet) rarement subégal, un peu atténué en bas, faiblement dilaté [redacted] sommet; le plus souvent **irrégulier**, tantôt atténué de haut en bas d'une manière progressive, tantôt ventru-fusoïde, atténué à la base (4-5 cm de diamètre au ventre), puis s'atténuant brusquement en une base obtuse subradicante ou non (1,5-2 cm); droit ou légèrement oblique; à partie supérieure parfois comprimée-bosselée et **fibrilleuse-argentée**, à **reflets très brillants**, chatoyants, **blanchâtre-argenté**, comme **métalliques**, un peu violetée; cette zone apicale n'occupant plus à la fin que quelques centimètres. Elle est généralement parcourue par des fibrilles aranéeuses éparses. Partie inférieure comme guêtrée par une gaine blanc-glacé dont la limite supérieure forme une frange annuliforme inconstante; se tachant parfois de roussâtre. Pied d'abord plein puis fistuleux et quelquefois entièrement creux. Cortine fugace.

Chair (10-15 mm au centre), **blanche**, douce, à odeur légèrement fruitée, se colorant en violet intense par FMP (formol-métol-phénol) mais inactive au formol seul; se colorant en jaune pâle par NH_4OH; ne réagissant pas au gaïac.

En groupe sous les **jeunes** épicéas.

Spores ovoïdes à ellipsoïdes-ovoïdes, jusqu'à amygdaliformes, finement verruqueuses, pointues à une extrémité (7,9/5,8-6,5, 8,3/5, 8,7/5,8, 9,4/4,7-6,1, 10,1/4,7-5 ou 10,8/5-5,8µm). Basides 4-sp. (33-36(40)/6,5-8µm). Cellules

stériles cylindracées ou claviformes (16/6,5 à 18/5,8-7 et 26/6,5µm). Epicutis à hyphes grêles bouclées, gélifiées, en filaments ondulés-flexueux, avec des articles terminaux et intermédiaires larges de 2-3µm et des articles proximaux 7-8µm de diamètre. Cuticule constituée d'hyphes assez larges, en segments de 54-84-94/11 ou de 72/17µm entre autres. Quelques éléments ovoïdes de 40-43/22-25, de 54/11 ou de 65/20µm. Chair non celluleuse. Hyphes du stipe jusqu'à 11µm de diamètre.

c) *SERICEOCYBE :*

C. (Sericeocybe) ochrophyllus **Fr. (fig. 4).**
(Monogr. Suppl. n° 100)

Cortinaire peu commun, ayant le port de *C. anomalus* (Fr.) Fr. et les tons olivâtres des *Cinnamomei-raphanoides*. Il est remarquable en outre par son stipe ponctué, dans la moitié inférieure, de granulations plus foncées, ainsi que par ses feuillets ocracés à ocracé-safrané.

Chapeau (4 cm sur nos spécimens), peu charnu, convexe-campanulé-obtus, convexe-obtus, avec une bosse peu saillante, ayant le port de *C. anomalus* (Fr.) Fr. Marge infléchie, cannelée, translucide au bord, à marginelle droite. Cuticule peu ou pas hygrophane, **ocre-olivâtre mat** plus ou moins givrée-rayée, submicacée (S. vers 199 + 339 ou 339, à centre plus foncé, S. 338 dil.).

Lamelles (6-7 mm) plus larges que la chair, un peu veinée sur les faces, peu serrées (**L** = 52), sinuées-adnées à faiblement émarginées, ocracé tendant au safrané (vers S. 246) avec l'arête érodé et concolore.

Pied (8-9 cm/6-7 mm au sommet), presque droit ou légèrement incurvé à la base, dilaté-fusoïde, s'atténuant près du sol, nu, finement fibrilleux, un peu luisant au sommet, blanchâtre sale, **ponctué dans la moitié inférieure de fins flocons granuleux brunâtre** et présentant un **fin réseau** de fibrilles innées et apprimées; d'abord plein puis fistuleux-creux.

Chair (0,5 cm) au centre, beige isabelle pâle puis crème-jaunâtre, douce, à odeur faible d'herbe fraîche, donnant avec le T14 une assez belle **réaction beige**; insensible au gaïac.

Spores globuleuses à ovoïdes, elliptiques, pointillées-finement verruqueuses, à petit apicule court et épais, recourbé, de 7,2/5-5,8µm, 7,9/4,7-5-6,5-6,8, 8,3-8,7/5 ou 8,7/6,5µm. Basides 4-sp. (33-36/7,2-8,7-9µm). Cellules stériles clavées-cylindriques à claviformes (19-25-29/6,5-7,2-7,9µm). Médiostrate régulier montrant outre les hyphes grêles (4-5µm) longeant l'hyménium, des hyphes en segments de 43-51/6-8µm, 65/9,5, 51-54-65/11-12 ou 25-43/13µm avec boucles. Epicutis constitué par des filaments bouclés à toutes les articulations avec des articles terminaux parfois assez épais (11µm) alors que les articles intermédiaires mesurent par exemple 4,3-5-9µm de diamètre pour une longueur de 50 à 80µm. Articles proximaux de 43-72/11-12µm. Cuticule offrant en surface des hyphes marginales à extrémité libre arrondie, juxtaposées, se prolon-

geant vers l'intérieur par des hyphes parallèles, et bouclées, en segments de 29-43-65/11-12, 36/15 ou 72/18µm, auxquelles se mêlent ça et là des plages en damier faites de segments très courts (36/16-18µm). Quelques éléments aussi de 51/25µm. Hypoderme celluleux (29-30/15µm). Chair piléique filamento-alvéolaire. Hyphes du pied de 8-11µm. Nous avons sur nos préparations des éléments ronds et fortement colorés de nature indéterminée.

Deux spécimens de cette espèce ont été présentés au Congrès de Dole (1981). Ils avaient été récoltés par M. Trescol dans les tourbières de Frasne, avec *C. subscaurus* Mos. Holot. nº 80952 in herb. cons. L'espèce est donnée comme croissant, en Suède, dans les forêts ombragées.

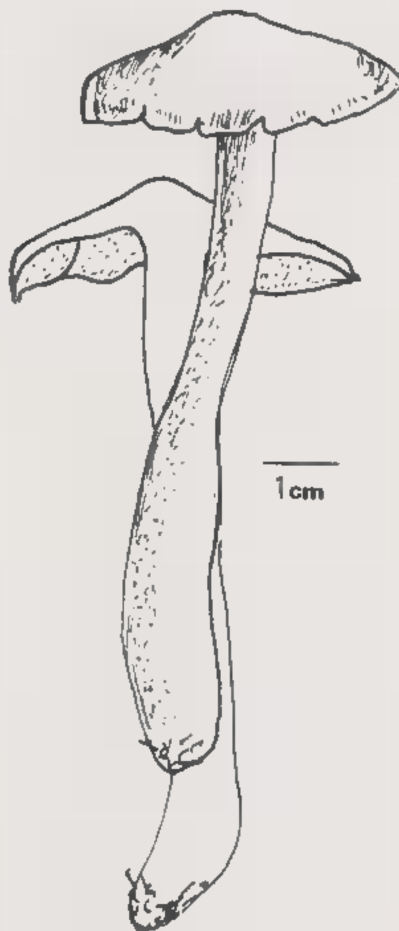


Fig. 4. — *Cortinarius (Sericeocybe) ochrophyllus* Fr.

d) *HYDROCYBE :*

***Cortinarius (Hydrocybe) strenuipes* R. Hry** (fig. 5)
Bull. Soc. myc. Fr. (71) p. 230, 1955.

Espèce robuste, plus ou moins répandue selon les années, sur les terrains rocailleux calcaires des bosquets de charmille des pâturages du Haut-Doubs et dans les bois feuillus calcaires. Elle accompagne en général *C. rufoviolaceus R. Hry et C. praestans* (Cord.) Gill. Ce cortinaire est très remarquable par sa **grisaille argentée** et l'aspect «*sordescens*» qu'il prend parfois avec l'âge. En groupes.

Chapeau (5-10 cm) charnu, compact, s'amincissant assez brusquement au bord, peu hygrophane, convexe à convexe-plan, plus rarement un peu déprimé, exceptionnellement subombiliqué. Marge fortement enroulée-brisée, froncée, mais surtout **remarquablement fibrilleuse-argentée-grisonnante**, le reste de la cuticule **étant givrée**. Cuticule imbue brun rouge (S. 131 à 112) tachée de noir ou ponctuée de blanchâtre, parcourue dans le sens radial de flammèches grisonnantes, passant sur le sec à une couleur gris-brun clair (S. 133-203 ou 174 dil. et mat, ou comme Expol: B. 44-B. 62 ou C. 43), avec le centre crème-ocre (D. 54); prenant volontiers sur le déclin un aspect «*sordescens*»; jamais couverte de fibrillo-méchules bien différenciées (au contraire de *C. Hillieri* R. Hry).

Lamelles (6-10 mm), assez larges, espacées (L = 52-60), minces, s'imbriquant parfois, sinuées-adnées à émarginées, arrondies en arrière, repliées-brisées vers les bords, un peu chatoyantes, beige-purpuracé puis brun-purpuracé foncé à chocolat-rouillé (S. 203-204 dil. 193-162-177 ou Expol. F. 24 - F 44 dil.) avec l'arête subcrénelée ou subentière et plus pâle.

Pied (5-10(11)cm/1,5-2-2,5 cm au sommet), plein, robuste, claviforme ou obèse-fusoïde, parfois aussi droit et subégal, souvent comprimé, fibrillo-strié, grisonnant, rayé de fibrilles brunes, un peu purpuracé en haut étant imbu, prenant dans la moitié inférieure la teinte du chapeau et noircissant à la base par altération chez les vieux exemplaires; subtilement orné dans la jeunesse d'une gaine blanchâtre, parfois fragmentée, floconneuse et fugace, négligeable; parfois nu d'ailleurs.

Cortine très abondante, grise.

Chair (1-1,5 cm au centre), ferme, un peu purpuracée en haut du stipe par imbibition, passant à isabelle, plus foncée en bas du pied, mais ni bistrée ni safranée, douce, inodore ou subinodore, donnant une réaction négative à lentement et faiblement positive avec le Gaïac et la phénolaniline; positive au métol et au mélange FMP (violet); positive ou NO_3Ag (chocolat); négative au T14, enfin se colorant plus ou moins en gris-brun bistré pâle par les bases fortes alors que la cuticule passe au bistré au noir.

En groupes dans les endroits rocailleux calcaires des bosquets des pâturages du Haut-Doubs et département limitrophes (1935-1952-1956-1957-1967-1970 et 1981) souvent plusieurs fois la même année, à l'Hôpital du Grosbois (Doubs). Vu une fois à Luxeuil (exposition). Pourrait être pris pour un *Sereocybe.*

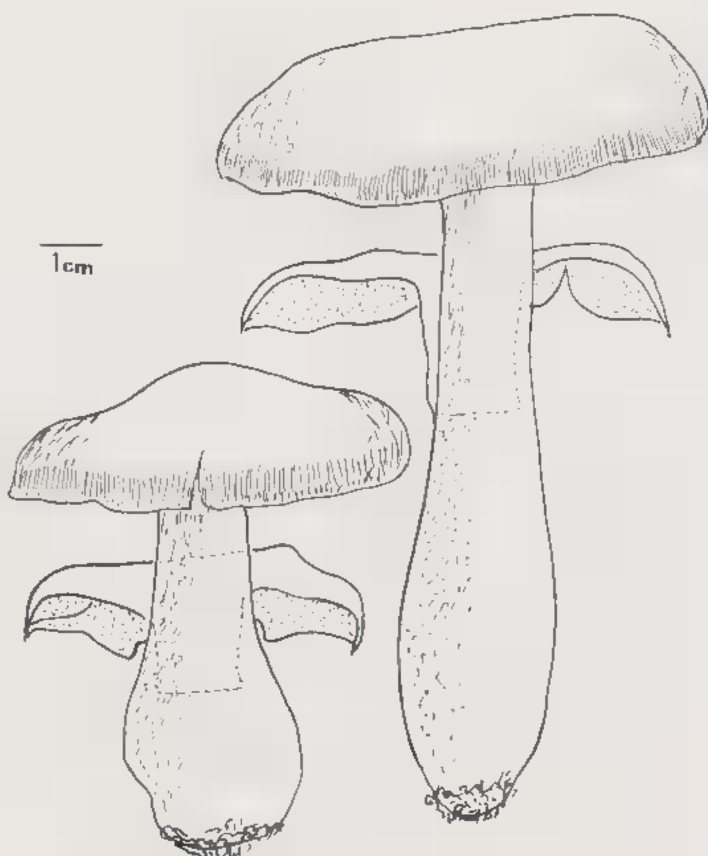


Fig. 5. – *Cortinarius (Hydrocybe) strenuipes* R. Hry.

Spores ellipsoïdes-ovoïdes-amygdaliformes, grossièrement verruqueuses, dentelées, à apicule assez saillant, de 8,7-8,9/5,2-5,8µm, 9,4/5, 10/6,1 ou 10,8/5,2-5,8-6,5 (11-12/6,5)µm. Basides 4-sp. (36-38/7-7,5µm). Cellules stériles (29-30/5-8µm); peu visibles. Médiostrate régulier à hyphes étroites (3,5-6,5µm). Epicutis à hyphes relativement larges (7,2-8,7µm), bouclées, en écheveaux ou lâchement entremêlées, avec articles terminaux d'environ 50/4,3-5µm, depuis 3-3,6µm, à extrémité arrondie. Cuticule formée d'un tissu serré d'hyphes analogues entrecroisées (9-10µm), puis à hyphes plus larges, en segments de 57-58/12, 72/15 ou de 88-95/13µm. On note aussi la présence d'éléments oblongs rétrécis aux articulations, d'aspect allantoïde, de 80/18, 68/27 ou 50/29µm. Chair piléique celluleuse à éléments de 8,7/8,7, 15/7 ou 25/11µm. Hyphes du

stipe jusqu'à 10-11μm d'épaisseur.

Holot. nº 81/57-73 in herb. cons.

N.B. *C. rusticus* Karst. est un *Telamonia* à anneau floconneux et blanc. Les fibrilles du chapeau sont blanches, la chair blanchâtre; c'est une espèce des sapinières moussues.

Cortinarius (Hydrocybe) cypriacus **Fr. (fig. 6).**

Espèce aussi curieuse que rare. Chapeau remarquablement irrégulier et de forme flexueuse particulière, à marge non moins remarquablement brisée; excessivement mince, presque membraneux, le centre seul étant un peu charnu. Espèce apparentée à *C. saturninus*. Bois feuillus (Charmes).

Chapeau (3-6 cm) d'abord assez régulier convexe-globuleux avec une bosse en dôme, convexe-campanulé-obtus, enfin convexe-plan à plan et alors irrégulier et **flexueux, ondulé par des alternances** de zones circulaires convexes et de zones circulaires déprimées, la première dépression entourant la bosse centrale et la dernière précédant la marge. Bords du chapeau **remarquablement brisés, gondolés, flexueux**, sinueux, lobés-incisés. Marginelle étroite, redressée à la fin, et séparée du reste de la surface par un sillon. Cuticule glabre sauf au pourtour, d'une **teinte inhabituelle, terne, livide**, variant du fauvâtre (coque de noisette pâle) à chamois-ocré (S. 249 à 199) avec le centre plus fauve et la marge, parfois ridée, fibrilleuse-argentée et **discrètement violetée**.

Lamelles (4-7 mm), peu serrées (L = 48-52), déformées chez les jeunes exemplaires par suite de la forme campanulée du chapeau et, de ce fait, comme **brisées**, bilobées ou trilobées, ces cassures formant par leur juxtaposition un large sillon à 1 cm environ du sommet du stipe; adnées à émarginées-adnées, d'**abord violettes** puis brun-argilacé-violet sombre, enfin brun mat (S. 703). Arête sans particularité notable.

Pied (3-7 cm), épais au sommet de 6-10 mm, droit ou recourbé en bas, tantôt égal, tantôt très légèrement renflé à la base, tantôt claviforme-subbulbeux, gris-argenté-violacé en haut, à chatoiement violet obscur, se salissant de brunâtre à la partie inférieure, d'abord plein puis fistuleux.

Chair (1-3 mm au dôme central), **très mince, submembraneuse** ailleurs (1 mm), blanche à blanchâtre, violette dans la moitié supérieure du pied, lilacin-incarnat très pâle parfois dans le bulbe, à odeur subnulle ou un peu fruitée, douce, donnant une réaction **positive** [redacted] **gaïac**, nulle ou douteuse à la phénolaniline, et nulle au FMP.

Spores typiquement ellipsoïdes-ovoïdes, pointues à une extrémité, quelques unes elliptiques-amygdaliformes, finement verruqueuses-ponctuées, à apicule bien individualisé (8,7/5, 10,1/5,8-6,1, 11,2/6,1, 12,3/6,5μm) ou amygdaliformes (11,6/5,8-6,5μm). Basides 4-sp (36/6,5 à 40-46/7-11μm), **bouclées** à la base et souvent comme prolongées par une dilatation ampullaire oblongue dans l'axe. Stérigmates longs de 7,5-8μm. Cellules stériles en palissade (de 18/7 à 22-24/ 5,8-8μm). Médiostrate régulière à hyphes dominantes assez étroites (7-8μm),

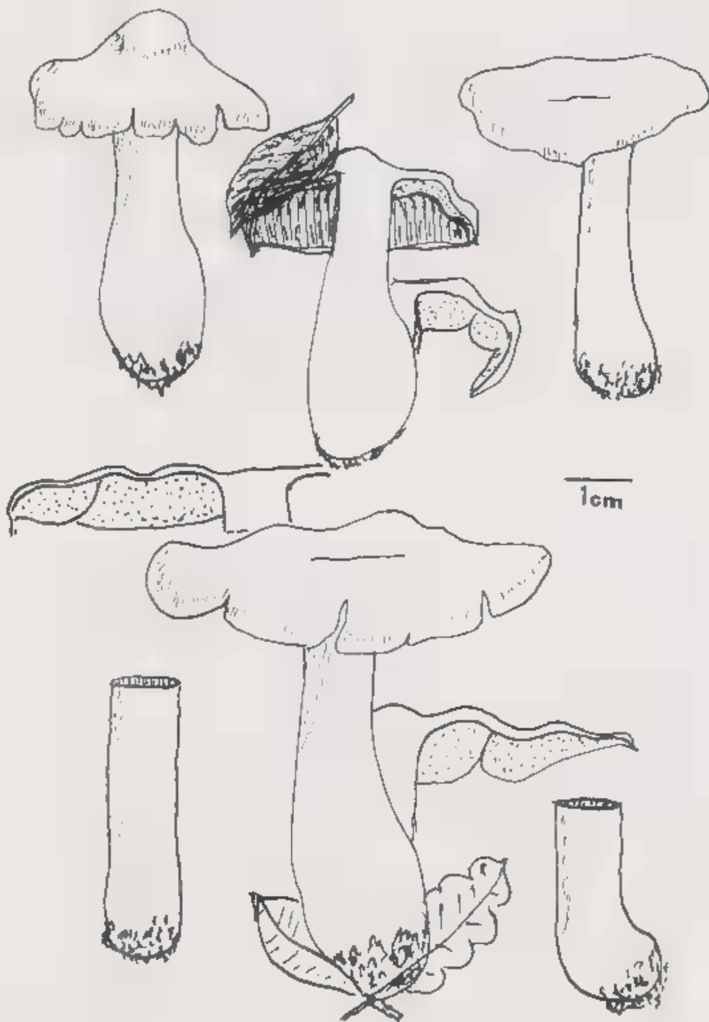


Fig. 6. — *Cortinarius (Hydrocybe) cypriacus* Fr.

d'autres à segments plus épais (jusqu'à 11µm). Sous-hyménium **rameux** longé par des hyphes grêles sous-jacentes de 2-3,5µm de diamètre. Épicutis constitué par des hyphes grêles bouclées, de 4,3µm pour les articles terminaux et intermédiaires en segments moyens de 65 à 70µm. Articles proximaux de 72/9,5µm; d'autres plus étroits de 6-8µm. Cuticule filamenteuse à hyphes bouclées en segments de 51/22, 65/16, 44-51/10-18 ou 68/12µm, parfois ovoïdes (16/22µm). Chair piléique celluleuse-alvéolaire à éléments de 15/11-15µm environ.

Hyphes du stipe jusqu'à 10µm de diamètre.

En groupe dans les bosquets calcaires du Haut-Doubs, avec *C. strenuipes*, R. Hry et *C. praestans* (Cord.) Gillet (nº 81/104).

Nous retrouvons dans notre description les données de FRIES Monogr. nº 172. C'est une espèce très différente des autres espèces du groupe. La forme du chapeau est difficile à décrire : «*Ex iconibus datis (170-172) horum differentiae mox elucent, licet verbis aegre depingantur*».

La chair surtout est extrêmement peu épaisse, submembraneuse, et mince même au centre. «*Statura longe alia, omnibus partibus tenuior. Pileo, disco modo carnosulus, ceterum membranaceus*». *Pileo primitus «bullato»,margine infracto, subflexuoso*». C'est une espèce des bois feuillus : «*In nemoribus frondosis*».

Une seule différence mais que MOSER (1960) a également notée; le stipe n'est pas toujours égal sur tous les spécimens; certains sont bulbeux, d'autres ont le pied subégal.

***Cortinarius (Hydrocybe) nigrolidus* Chev. & R. Hry n. sp.**
(= *nigro-olidus* = noir et odorant)

Petite espèce entièrement noire, à odeur de mirabelle (ou de *C. amoenolens* R. Hry), cespiteuse sur l'humus des bois feuillus ou mixtes. Espèce méridionale.

C. (Hygrocybe) nigrolidus (Chev. et R. Hry) n. sp.

Pileo (8-15 mm lato), convexo, glabro, toto nigro, odorato (odore grato pruni vel C. amoenolentis R. Hry). Stipite aequali, 1,5-2 cm longo, 2-2,5 mm crasso, nudo, nigro, passim fibrilleo-griseo. In nemoribus frondosis vel mixtis caespitoso (4-5-sp.), in locis humidis muscosis, sub fagis piceisque mixtis. Quae species rara in meridionalibus regionibus obvia. Sporis 7,6/5 usque 8,3-8,7/5µm. Basidiis (32-33/7-8µm) ellipsoideis-ovoideis-amygdaliformibus.

Chapeau (8-15 mm), convexe-globuleux, convexe-hémisphérique, plus rarement campanulé-obtus, à marge sinueuse-festonnée, subcannelée, fibrilleuse. Cuticule entièrement noire comme du charbon, dès la jeunesse.

Lamelles (2-3 mm), un peu ventrues, espacées, (L = 26-28), émarginées, également noires, ou brun-noir. Arête concolore.

Pied (1,5-2 cm), épais de 2,5-3 mm au sommet, assez court, grêle, égal, droit ou incurvé en bas (cespiteux), parfois subtilement épaissi-fusoïde à la base, fibrillo-strié, présentant des plages de fibrilles grisonnantes étagées, sur fond noir à brun-noir; concolore; nu, sans frange annuliforme; à tomentum blanchâtre à la base. Cortine évanescente.

Chair subnulle à odeur agréable de mirabelle ou de *C. amoenolens* R. Hry; odeur faible, mais nette et suave.

En touffes de 4-5 spécimens, sur la terre nue, dans les feuillus mêlés d'épicéas. Ceilhes, 20 oct. 1981. Vu à l'exposition de Bédarieux (Holot. nº 81/137 in herb. cons.).

Spores ellipsoïdes-ovoïdes-amygdaliformes, faiblement apiculées, finement verruqueuses, de 7,6/5, 7,9/4,7-5 ou 8,3-8,7/7,5μm. Basides 4-sp. (32-33/7-8μm). Cellules stériles (13/5-6μm). Médiostrate régulier, à hyphes parallèles de 4,3-11μm, en segments moyens de 80-88/4,3 ou 72/8,7μm, avec anses d'anastomose. Epicutis à hyphes grêles bouclées de 4-7μm d'épaisseur. Cuticule formée d'hyphes ayant jusqu'à 22μm de diamètre, en segments de 58/11, 72/18 ou 95/22μm. Éléments marginaux de 22/11 à 36/25μm. Hyphes du stipe jusqu'à 10μm de diamètre.

N.B. Ce petit cortinaire a des dimensions voisines de celles de *C. paleaceus* (Weinm.) Fr. mais le stipe est plus court. Il est noir, cespiteux et il sent bon.

BIBLIOGRAPHIE

FEUILLEAUBOIS M., 1890 — Les Champignons de France, analyse du 12e fascicule. *Rev. de Botanique* 8 : 241-249.

HENRY R., 1942 — *Rev. de Mycol.*, Suppl., t. VIII, p. 11 et 48.

HENRY R., 1943 — *Rev. de Mycol.*, Suppl., t. VIII, nº 2, p. 24.

HENRY R. — *Bull. Soc myc. de France*, t. 55, p. 174 (1943) et t. 67 p. 256-257 (1951).

LUCAND J.L., 1889 — Figures peintes des Champignons de France. Fasc. 12 : nº 285, pl. 212.

MOSER M., 1953 — Die Gattung *Rozites* Karsten. *Schweiz. Zeit. Pilzk.* 31 : 164-172.

MOSER M., 1960 — Die Gattung *Phlegmacium* (Schleimköpfe). Die Pilze Mitteleuropas 4 : 44 Opp., 32 pl.

QUÉLET L., 1890 — Quelques espèces critiques ou nouvelles de la Flore mycologique de France. *C. R. Ass. franç. Av. Sci. (Paris 1889)*, 18 : 508-514.

ROUMEGUERE C., 1883 — Le quatrième fascicule des Figures peintes de champignons de M. le capitaine Lucand. *Rev. mycol.* 1883 : 217-224.

ANALYSES BIBLIOGRAPHIQUES

G.T. COLE et B. KENDRICK ed., 1981 – Biology of conidial Fungi. Vol. I, 480 p., vol. II, 672 p., Academic Press, New York.

Traiter de la biologie des champignons est un propos ambitieux : le terme de «biologie» recouvre, à loisir, de multiples aspects de l'existence et du comportement des êtres vivants. Les éditeurs de cet ouvrage collectif limitent leur objet aux septomycètes producteurs de conidies, autrement dit, aux Fungi Imperfecti. Justement contesté en tant qu'unité systématique, riche cependant de plusieurs milliers d'espèces, ce groupe de champignons s'impose à notre attention par leurs activités qui souvent interfèrent avec les nôtres. C'est dire que les thèmes abordés ici par les meilleurs spécialistes sont nombreux et variés : pas moins d'une trentaine de chapitres dont la plupart s'inscrivent sous quatre rubriques fondamentales.

La première - après une brève évocation historique - s'intitule sans ambiguité : «Systématique». La priorité accordée à cette discipline a de quoi surprendre et même rebuter maint biologiste. Mais KENDRICK affirme et démontre que le taxonomiste est au cœur des problèmes biologiques, son rôle étant de collationner les informations recueillies dans d'autres disciplines, et de regrouper les organismes de son ressort en un système cohérent qui rende compte de leurs affinités essentielles. En fait, le chapitre consacré aux Hyphomycètes est une analyse serrée des problèmes posés au systématicien par les «anamorphes» et tend, une fois de plus, à dégager les bases d'une classification rationnelle des formes conidiennes. Une démarche analogue, quoique d'un ton moins polémique, guide l'exposé constructif et fort bien illustré sur la systématique des Coelomycètes (NAG RAJ) et celui de Von ARX sur les levures asexuées. Les difficultés particulières aux champignons dimorphiques et aux pléomorphes sont soulignées dans les deux chapitres suivants (COLE et NOZAWA, CARMICHAEL). La clé du problème est proposée par MULLER, qui analyse les relations entre les anamorphes conidiennes (formes imparfaites) et leurs téléomorphes (formes sexuées), et la valeur systématique de ces rapports: cette discussion complète et explicite l'exposé préliminaire de KENDRICK.

Ces premiers chapitres apparaissent comme un plaidoyer en faveur de la «nouvelle systématique» des champignons imparfaits, d'une lecture peut-être difficile pour qui n'a pas suivi les développements récents de cette discipline. Leur intérêt majeur, outre la qualité documentaire, est de bien préciser la nature et la signification des formes conidiennes de champignons et de souligner la complexité des problèmes que pose, en préalable à toute analyse de leurs activités biologiques, leur simple reconnaissance.

Les habitats spécifiques des champignons conidiens sont, assez curieusement, distribués dans la partie «systématique» et dans la partie «écologie» de l'ouvrage. Champignons fongicoles, telluriques, aquatiques, flore de l'atmosphère, sont traités par d'éminents spécialistes de ces groupes biologiques, qui font le point des connaissances acquises dans leur domaine. En fait, la part plus ou moins importante accordée aux techniques d'investigation, à la systématique, à la morphologie des champignons, ou aux relations de ceux-ci avec leur hôte ou leur substrat, est à la mesure du domaine exploré. Ainsi, le recensement systématique des champignons imparfaits lichénisants (VOBIS et HAWKSWORTH) est l'occasion d'une étude du développement de leurs fructifications et de leurs appareils conidiens; par contre un sujet aussi vaste que celui des champignons du sol (D. PARKINSON) est présenté de façon très concise.

Le dernier chapitre «écologique» aborde un sujet original : la biogéographie des formes conidiennes, les suggestions de l'auteur (D.T. WICKLOW) sur l'évolution, la répartition des espèces et les conditions de la spéciation méritent de retenir l'attention des systématiciens.

«Les formes conidiennes et l'homme», tel est le thème proposé au début du 2ème volume. Ce titre assez ambigu recouvre un certain nombre d'implications directes ou indirectes des champignons dans la vie humaine. Leur intervention est directe et nuisible dans le cas des mycoses (RIPPON : aspects cliniques de la pathogénie), par la production de toxines, ou comme agents d'altération des produits alimentaires et de biodégradation. A l'inverse, les champignons sont exploités au bénéfice de l'homme dans les fermentations alimentaires, la production industrielle d'antibiotiques, d'acides organiques, d'enzymes, etc.. Indirectement, ils interfèrent dans les activités humaines et dans l'économie en s'attaquant aux plantes cultivées, aux insectes nuisibles et autres éléments de la microfaune. Les auteurs abordent ainsi des problèmes propres à la phytopathologie (avec une contribution de AIST sur les étapes et les mécanismes du développement des champignons parasites de végétaux) et à la zoopathologie (champignons entomophages, prédateurs de nématodes); une mise au point de FREEMAN sur l'emploi des champignons en lutte biologique s'inscrit logiquement dans cet ensemble d'articles par ailleurs assez hétérogène.

Le reste de l'ouvrage est le reflet des thèmes de recherches extrêmement variés qu'explorent actuellement les mycologues. Les auteurs ont voulu, semble-t-il, ne rien négliger de ce qu'on connaît ou est en voie de connaître sur les particularités biologiques et les activités biochimiques des champignons microscopiques: les titres généraux : ultrastructure, développement, physiologie et biochimie, génétique des champignons conidiens, en témoignent. Le chapitre de synthèse de G. COLE sur l'ontogénie de l'appareil conidien rejoint les préoccupations des systématiciens exposées dans le premier volume. Les contributions de ROBINOW sur les phénomènes nucléaires au cours des mitoses végétatives et de la conidiogenèse, d'ARONSON sur l'ultrastructure et la composition chimique des parois, de LEMKE sur les virus des champignons, rendent compte de connaissances qui progressent et s'organisent peu à peu. Les chapitres sur

la physiologie des formes conidiennes et sur la génétique, plus conventionnels, font état cependant des informations les plus récentes dans des domaines qui sollicitent moins l'attention des chercheurs.

Il faut mentionner enfin les deux derniers chapitres consacrés aux techniques modernes d'isolement, de culture et d'observation des champignons microscopiques.

L'ensemble de l'ouvrage laisse l'impression d'un foisonnement d'idées et d'activités de recherches tout-à-fait stimulant. On pourrait concevoir une autre articulation du sujet, un intérêt plus marqué pour les activités physiologiques et biochimiques des microorganismes; on s'incline devant la richesse de la documentation, la clarté des exposés et la conviction des auteurs. Avec la «Biology of Conidial Fungi» les spécialistes des micromycètes disposent d'un ouvrage de référence qui, s'il ne prétend pas être exhaustif, les invite efficacement à sortir de leur domaine réservé pour s'ouvrir aux multiples problèmes que posent la vie et les activités des champignons dits «imparfaits».

J. Nicot

OMNIA BRESADOLIANA EXTRACTA IN UNUM COLLECTA, 1979 – Gruppo Micologico G. Bresadola. Trento, Museo Tridentino di Scienze Naturali, 1055 p., 1 portrait, 7 pl. en noir, 30 pl. col., 37 aquarelles inédites.

Il n'est plus à démontrer combien la pratique, maintenant si fréquente, des réimpressions de travaux anciens ou rares se révèle précieuse : des sources documentaires essentielles mais qui, autrement, seraient restées difficiles à consulter, deviennent, grâce à ce procédé, accessibles à tous. C'est ainsi que l'initiative du Groupe Mycologique G. Bresadola de célébrer la mémoire de cet illustre savant en publiant de nouveau tous ses articles, ne pouvait manquer d'être accueillie très favorablement.

Parues de 1881 à 1926 dans les différentes revues botaniques et mycologiques du temps - et qui, pour certaines, se perpétuent d'ailleurs de nos jours - ces notes ont donc été réunies en un épais volume. Qu'elles soient brèves, consacrées par exemple à la description d'une espèce nouvelle, ou particulièrement développées comme celles se rapportant aux inventaires fongiques régionaux, elles témoignent tant par le nombre que par les sujets de la prodigieuse activité que leur auteur déploya jusqu'à la fin de sa vie dans les domaines de la nomenclature, de la systématique et de la floristique mycologiques. Aucun groupe ne lui resta étranger : il étudia aussi bien des Aphyllophorales que des Myxomycètes, des Pyrénomycètes que des Hyphomycètes et introduisit des taxons nouveaux dans les familles les plus diverses. Les dessins et aquarelles que BRESADOLA réalisait, très finement en général, pour illustrer ses travaux, on été évidemment reproduits et augmentés de planches publiées pour la première fois et représentant principalement des Asco- et Basidiomycètes.

C'est également l'image des milieux mycologiques à la fin du XIXème siècle et dans les premières décennies du XXème qu'évoque ce livre. Au fil des titres

apparaissent en effet, associés à celui de BRESADOLA, les noms de grands mycologues qui s'attachèrent comme lui à la description et à l'identification des champignons dont le recensement, de par le monde, n'avait guère été qu'amorcé : BERLESE, SACCARDO, MOELLER, P. HENNINGS, ROUMEGUERE, PATOUILLARD. Seul ou en collaboration avec eux, l'excellent déterminateur qu'était BRESADOLA contribua notamment à une meilleure connaissance des espèces sous toutes les latitudes, puisqu'il examina les récoltes provenant de différents pays africains, de la Terre de Feu, d'Australie ou d'Europe Centrale, du Brésil ou d'Indonésie, sans oublier celles de plusieurs régions d'Italie. De ce fait et alors que plus de 50 ans se sont écoulés depuis sa disparition, son œuvre demeure une base indispensable de référence et n'a rien perdu de sa portée. La preuve en est donnée par cette réimpression succédant de près à la réédition des «Fungi Tridentini» en 1976, sous les auspices du Musée Tridentin des Sciences Naturelles, pendant que se poursuit avec un égal succès la monumentale entreprise que représente l'Iconographia Mycologica.

J. Perreau

CARPENTER S.E., 1981 — Monograph of *Crociceras* (Ascomycetes, Helotiales, Leotiaceae). Memoirs of the New York Botanical Garden, 33 : 1-290, N. Y.

L'ouvrage est une monographie du genre *Crociceras* qui, depuis sa création par FRIES était classé parmi les Sphaeropsidales (Fungi Imperfecti). Une recherche taxonomique minutieuse accompagnée de l'examen morphologique des types et de nombreux échantillons d'herbier, ou récoltés dans la nature, permettent à l'auteur de cerner les caractéristiques des *Crociceras* et de les délimiter des genres avec lesquels ils ont longtemps été confondus : *Belonioscypha, Cyathicula, Davincia, Phialea*... Il reconnaît ainsi 44 espèces (dont 6 nouvelles). Chacune d'elle est abondamment décrite et clairement illustrée. Enfin, les synonymies des 300 genres et espèces exclus des *Crociceras* achèvent ce travail important qui constituera un document de base pour la systématique du groupe.

M.F. Roquebert

BREITENBACH J. et KRANZLIN F., 1981 — Champignons de Suisse. Tome 1 : Ascomycètes (traduction française de «Pilze der Schweiz», Band 1 : Ascomyceten), Lucerne, Edition Mykologia, 310 p., 7 fig., cartes, 390 dessins, 390 phot. col.

Chaque année voit la parution, surtout à l'automne, d'un nombre sans cesse accru de livres consacrés aux champignons, avec une illustration - hélas, bien peu fidèle parfois - d'aquarelles ou de photographies en couleurs. Malgré le souci évident manifesté par les auteurs de diversifier la présentation, ce sont en général les mêmes espèces qui se trouvent partout étudiées, soit parce qu'elles se révèlent communes et de belle taille, soit en raison de leurs propriétés toxiques ou au contraire de leur réputation gastronomique. De ce fait, les Basidiomycètes y tiennent la vedette alors que les Ascomycètes, pourtant riches d'une multitude d'espèces, ne sont souvent traités que fort brièvement.

En regard de ces ouvrages, celui proposé par J. BREITENBACH et F. KRANZLIN, membres de la Société Mycologique de Lucerne, se distingue tant par le choix du sujet que par la façon de le considérer; il s'agit en effet d'une étude des Ascomycètes menée sous l'angle floristique dans les cantons suisses. Avec un tel objectif, le volume est agencé selon un plan très simple; il comprend d'abord une longue introduction qui marque la position des champignons à asques vis-à-vis des Basidiomycètes, en rappelant leurs caractères fondamentaux et leurs principales subdivisions systématiques. Vient ensuite un exposé détaillé des étapes successives concernant l'examen complet des exemplaires, depuis la récolte avec relevé des composantes stationnelles, en passant par l'observation morphologique et l'identification jusqu'à la photographie et la conservation en herbier. Les méthodes employées sont minutieusement retracées et ne manqueront pas d'être utiles à plus d'un mycologue, débutant ou non. Notions de base et termes, tout est ainsi défini et expliqué clairement avant d'aborder la description proprement dite des espèces, précédée par une clé pratique de détermination fondée sur les caractères macroscopiques et écologiques de ces espèces, l'ouvrage s'achevant sur la liste des références bibliographiques et les index.

Ce sont donc près de quatre cents espèces d'Ascomycètes à propos desquelles les auteurs apportent indications sur l'habitat et particularités descriptives précisées à l'aide de dessins et de photographies en couleurs absolument excellentes. Les Discomycètes en constituent de loin le plus fort contingent, face aux Pyrénomycètes en moindre nombre et à quelques représentants d'autres groupes. Comme l'aire de répartition de ces champignons ne se limite pas à la Suisse, cet ouvrage, non seulement d'une incontestable utilité mais aussi d'une facture extrêmement soignée, sera le bienvenu dans les milieux mycologiques des pays avoisinants. Nul doute que son édition française - où le lecteur rectifiera aisément de lui-même les coquilles glissées de-ci de-là - connaîtra, de par son originalité, un succès large et mérité, en attendant la suite de cette flore, prévue pour un proche avenir, avec un second tome qui concernera les Aphyllophorales.

J. Perreau

PUNITHALINGHAM E., 1981 – Studies on Sphaeropsidales in culture. III. Mycological Papers nº 149 CMI Ed. Kew, 42 p., 18 pl.

Ce fascicule est le troisième d'une série d'articles (les deux autres sont parus en 1970 et 1974 dans la même collection) relatant la production, en culture, d'Ascomycètes (téléomorphes) en relation avec des anamorphes appartenant aux Sphaeropsidales.

Les formes conidiennes de 5 espèces d'Ascomycètes des genres *Diaporthe* (1), *Didymella* (1), *Guignardia* (2) et *Pseudomorfea* (1) ont été obtenues en culture et sont décrites et illustrées par l'auteur. *Diaporthe capsici* Punith. sp. nov. est la téléomorphe de *Phomopsis capsici* (Magnaghi) Sacc., *Didymella aerospora* Punith. sp. nov. celle de *Ascochyta aerospora* Punith. *Guignardia*

coffeae Punith. et Lee Boun Siew sp. nov (isolée de *Coffea liberica*) et *G. dyerae* (isolée de *Dyera costulata)* sont respectivement rattachées à *Phyllosticta coffea liberica* Punith. et Lee Boun Siew et à *P. dyerae* Punith. et Wong Put Ham sp. nov. Un nouveau genre : *Pseudomorfea* Punith. est proposé avec, pour espèce type *P. coffeae. P. coffeae* est la téléomorphe d'une espèce de *Chaetasbolisia* identique à *C. microglobulosa* Batista et Cif.

Outre les descriptions morphologiques et culturales soigneuses, l'illustration est abondante et de bonne qualité.

M.F. Roquebert



Dépôt légal n° 11407 - Imprimerie de Montligeon
Sorti des presses le 15 septembre 1982

ABONNEMENTS A CRYPTOGAMIE - MYCOLOGIE

Tome 3, 1982

France . . . . 170 F
Étranger . . . . 200 F

REVUE DE MYCOLOGIE

Prix des Tomes 1 à 43 :	France : 120 F	Étranger : 130 F
Collections complètes :	réduction de 20 % par tome.	
Prix du fascicule séparé :	France : 35 F	Étranger : 45 F

CRYPTOGAMIE, MYCOLOGIE

Prix des Tomes 1 et 2 :	France : 170 F	Étranger : 200 F
Prix du fascicule séparé :	France : 50 F	Étranger : 60 F

MÉMOIRES HORS-SÉRIE DISPONIBLES

Nº 2 (1942). Les matières colorantes des champignons, par I. Pastac. 88 pages : 15 F.

Nº 3 (1943). Les constituants de la membrane chez les champignons par R. Ulrich. 44 pages : 15 F.

Nº 6 (1958). Essai biotaxonomique sur les Hydnés résupinés et les Corticiés par J. Boidin. 390 pages, pl. et fig. : 70 F.

Nº 7 (1959). Les champignons et nous (Chroniques) (II), par G. Becker. 94 pages : 25 F.

Nº 8 (1966). Catalogue de la Mycothèque de la Chaire de Cryptogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle. (I) Micromycètes, Macromycètes (première partie). 68 pages : 25 F.

Nº 9 (1967). Table des Matières (1936-1965) 85 p. 20 F. - (1966-1975) 40 p. 10 F.

Nº 10 (1969). Le genre Panaeolus. Essai taxinomique et physiologique, par G.-M. Ola'h. 273 pages, pl. et fig. : 75 F.

FLORE MYCOLOGIQUE DE MADAGASCAR ET DÉPENDANCES,

publiée sous la direction de M. Roger HEIM.

Tome I. Les Lactario-Russulés, par Roger HEIM (1938) *(épuisé)*.

Tome II. Les Rhodophylles, par H. Romagnesi (1941), 164 pages, 46 fig. : 60 F.

Tome III. Les Mycènes, par Georges Métrod (1949). 144 pages, 88 fig. : 60 F.

Tome IV. Les Discomycètes de Madagascar, par Marcelle Le Gal (1953). 465 pages, 172 fig. : 90 F.

Tome V. Les Urédinées, par Gilbert Bouriquet et J. P. Bassino (1965). 180 pages, 97 fig., 4 pl. hors-texte : 60 F.

Règlements :

- *par virement postal au nom de Cryptogamie - Revue de Mycologie 12, rue de Buffon, 75005 PARIS, C.C.P. PARIS 6 193 02 K;*
- *par chèque bancaire établi au même ordre.*